

UCH-FC
MAB-B
P417
C-2



SISTEMATICA Y RELACIONES EVOLUTIVAS DE LAS ESPECIES DE
Phymaturus Gravenhorst, 1838. (Sauria-Liolaeminae)

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias con mención en Zoología

Facultad de Ciencias

por

Enrique Adrián Pereyra Ruiz

Diciembre, 1991

Director de Tesis : Profesor Alberto Veloso Martínez

Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

I N F O R M E D E A P R O B A C I O N
T E S I S D E M A G I S T E R

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

Enrique Adrián Pereyra Ruiz

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Zoología.

Director de la Tesis:

Dr. A. Veloso M.



Comisión Informante de Tesis:

Dr. N. Díaz P.

.....

Dr. A. Spotorno O.

.....

Dr. M. Rosenmann A.



Dr. J. Valencia D.

.....

*A mis padres:
Adriana y Enrique*

*A la madre de mis hijos:
Gilda*

*A mis hijos:
Melisa, Lain y Alida*

AGRADECIMIENTOS

Por su dedicación, esmerada guía y entrega de conocimientos: Dr. Alberto Veloso Martínez, mi apreciado tutor.

Por la capacitación técnica recibida en genética y citogenética, permanente apoyo y constante estímulo: M. Sc. J. Navarro Barón.; M. Sc. P. Iturra Constant. y Dr. N. Díaz Pérez.

Por la asistencia en tareas de terreno: Srs. C. Enrique, Gustavo, Esteban y Gerardo Pereyra. Dr. R. F. Laurent, Instituto Miguel Lillo. Gendarmería Nacional Argentina.

Por la asistencia en tareas gráficas y fotográficas: Srs. Juan B. Ramos y H. Muñóz.

Por la gestión de los recursos económicos que posibilitaron el ingreso al Programa de Postgrado: 1º) Ing. V. G. Roig, Director del Instituto de Biología Animal FCA-UNC. 2º) Decanato de la Facultad de Ciencias Agrarias. 3º) Rectorado de la Universidad Nacional de Cuyo.

Por los recursos económicos recibidos: 1º) Beca OEA N° 92238, Organización de los Estados Americanos. 2º) Beca de perfeccionamiento N° 002115 CONICET - Argentina. 3º) Proyecto DTI B2823 - Univ. de Chile; Proyecto FONDECYT N° 0865. 4º) Sr. Carlos Enrique Pereyra, mi padre.

INDICE DE MATERIAS

	pág.
A. PAGINAS PRELIMINARES	
Página de título.....	i
Informe de aprobación	
Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Indice de materias.....	iv
Lista de tablas.....	vi
Lista de figuras.....	viii
Lista de Anexos.....	xii
Resumen.....	xiii
Abstract.....	xv
B. PAGINAS DE TEXTO	
INTRODUCCION.....	1
MATERIALES Y METODOS	
Materiales.....	7
Método.....	14
1. Análisis de caracteres Merísticos y Morfométricos:.....	14
2. Análisis Cromosómico.....	22
3. Análisis Bioquímico.....	24

INDICE DE MATERIAS (CONT.)

	pág.
RESULTADOS	
Caracteres Merísticos.....	27
Caracteres Morfométricos.....	37
Caracteres Cromosómicos.....	48
Caracteres Bioquímicos.....	62
Caracterización del género.....	65
Aporte a la Taxonomía del género.....	67
DISCUSION	
Propuesta a la Sistemática de <i>Phymaturus</i>	
Nomenclatura del género.....	79
Caracteres exomorfológicos.....	80
Caracteres endomorfológicos.....	86
Propuesta de un Modelo Distribucional.....	94
CONCLUSIONES.....	98
BIBLIOGRAFIA.....	100

LISTA DE TABLAS

	pág.
1. Cantidad de ejemplares trabajados según: especie, sexo y análisis efectuado.....	7
2. Cantidad de ejemplares utilizados para el análisis de los caracteres merísticos y morfométricos.....	15
3. Análisis de Componentes Principales Caracteres Merísticos - <i>Phymaturus</i>	28
4. Análisis de Componentes Principales Caracteres Merísticos - MACHOS - <i>Phymaturus</i>	31
5. Análisis de Componentes Principales Caracteres Merísticos - HEMBRAS - <i>Phymaturus</i>	32
6. Matriz de distancias fenéticas para el promedio de 22 caracteres merísticos seleccionados mediante un análisis de Componentes Principales para las 6 especies que componen <i>Phymaturus</i>	35
7. Análisis de Componentes Principales - 1° Mitad Caracteres Morfométricos - <i>Phymaturus</i>	37
8. Análisis de Componentes Principales - 2° Mitad Caracteres Morfométricos - <i>Phymaturus</i>	40
9. Análisis de Componentes Principales Caracteres Morfométricos - MACHOS - <i>Phymaturus</i>	42
10. Análisis de Componentes Principales Caracteres Morfométricos -HEMBRAS- <i>Phymaturus</i>	44
11. Matriz de distancias fenéticas para el promedio de 17 caracteres morfométricos seleccionados mediante un análisis de Componentes Principales para las 6 especies que componen <i>Phymaturus</i>	47
12. Cuadro comparativo de la morfología de los macrocromosomas para las especies de <i>Phymaturus</i>	59
13. Matriz básica de datos cromosómicos para un análisis UPGMA.....	60

LISTA DE TABLAS (CONT.)

	pág.
14. Matriz de distancias fenéticas para el promedio de 4 caracteres cromosómicos de 5 especies de <i>Phymaturus</i>	61
15. Matriz básica de caracteres bioquímicos para un análisis UPGMA.....	63
16. Matriz UPGMA de distancias fenéticas para 19 caracteres bioquímicos de 5 especies de <i>Phymaturus</i>	63
17. Caracteres Merísticos: Aporte a la Taxonomía de <i>Phymaturus</i>	68
18. Caracteres Morfométricos: Aporte a la Taxonomía de <i>Phymaturus</i>	71
II-1 Matriz básica de caracteres merísticos de las especies de <i>Phymaturus</i> (n = 40).....	116
II-2 Matriz básica de caracteres morfométricos de los ejemplares machos de <i>Phymaturus</i> (n = 24)...	125
II-3 Matriz básica de caracteres morfométricos de los ejemplares hembra de <i>Phymaturus</i> (n = 38)...	134

LISTA DE FIGURAS

	pág.
1. Procedencia de las muestras analizadas en la Tesis.....	10
2. <i>Phymaturus mallimaccii</i> : macho, hembra y juvenil.....	11
3. Agua Negra. Hábitat de <i>Phymaturus sp.</i>	11
4. <i>Phymaturus sp.</i> -MACHO- Agua Negra- San Juan....	12
5. <i>Phymaturus sp.</i> -HEMBRA- Agua Negra- San Juan...	12
6. Volcán Payún Liso. Ambiente característico de la meseta volcánica. Hábitat de <i>Phymaturus sp.</i> y <i>Phymaturus patagonicus payuniae</i>	13
7. <i>Phymaturus patagonicus payuniae</i> -MACHO y HEMBRA-.....	13
8. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 88.74% de variabilidad considerada. (1º Mitad).....	28
9. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 88.74% de variabilidad considerada. (2º Mitad).....	29
10. Diagrama de Dispersión resultado del análisis de caracteres merísticos del conjunto de machos, hembras y juveniles de <i>Phymaturus</i>	30
11. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 47.05% de variabilidad considerada. (2 primeros Comp. Ppales.) -MACHOS- <i>Phymaturus</i>	31
12. Diagrama de Dispersión de OTU's resultado del análisis de caracteres merísticos de los - MACHOS - de <i>Phymaturus</i>	32

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

	pág.
13. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 47.08% de variabilidad considerada. (2 primeros Comp. Ppales.) -HEMBRAS- <i>Phymaturus</i>	33
14. Diagrama de Dispersión de OTU's resultado del análisis de caracteres merísticos de las - HEMBRAS - de <i>Phymaturus</i>	33
15. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres merísticos.....	36
16. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 83.48% de variabilidad considerada. (1ª Mitad de caracteres de la matriz básica de datos).....	38
17. Diagrama de Dispersión de los OTU's resultado del análisis de la 1ª mitad de la matriz básica de datos morfométricos de -MACHOS + HEMBRAS - de las especies de <i>Phymaturus</i>	39
18. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 77.48% de variabilidad considerada. (2ª Mitad de caracteres de la matriz básica de datos).....	40
19. Diagrama de Dispersión de los OTU's resultado del análisis de la 2ª mitad de la matriz básica de datos morfométricos de -MACHOS + HEMBRAS - de las especies de <i>Phymaturus</i>	41
20. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 74.14% de variabilidad considerada en base a los dos primeros Comp. Ppales.....	42
21. Diagrama de Dispersión de los OTU's MACHO de las diferentes especies de <i>Phymaturus</i>	43
22. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 63.19% de variabilidad considerada en base a los dos primeros Comp. Ppales.....	45

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

	pág.
23. Diagrama de Dispersión de los OTU's HEMBRAS de las diferentes especies de <i>Phymaturus</i>	45
24. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres morfométricos.....	47
25. Idiograma del cariotipo de <i>Phymaturus antofagastensis</i>	49
26. Idiograma del cariotipo de <i>Phymaturus mallimaccii</i>	50
27. Idiograma del cariotipo de <i>Phymaturus sp.</i>	27
28. Idiograma del cariotipo de <i>Phymaturus flagellifer</i>	52
29. Idiograma del cariotipo de <i>Phymaturus patagonicus payuniaie</i>	53
30. Cariotipo de <i>Phymaturus antofagastensis</i>	54
31. Cariotipo de <i>Phymaturus mallimaccii</i>	54
32. Cariotipo de <i>Phymaturus sp.</i> -MACHO-.....	55
33. Cariotipo de <i>Phymaturus sp.</i> -HEMBRA-.....	55
34. Cariotipo de <i>Phymaturus flagellifer</i> -MACHO-....	56
35. Cariotipo de <i>Phymaturus flagellifer</i> -HEMBRA-...	56
36. Cariotipo de <i>Phymaturus patagonicus payuniaie</i> ...	57
37. Diaquinesis en machos de: A- <i>Phymaturus antofagastensis</i> B- <i>Phymaturus mallimaccii</i> C- <i>Phymaturus patagonicus payuniaie</i>	58
38. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres cromosómicos.....	61
39. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres bioquímicos.....	64

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

	pág.
40. Procedencia de las muestras analizadas de <i>Phymaturus</i> y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres merísticos.....	69
41. Procedencia de las muestras analizadas de <i>Phymaturus</i> y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres morfométricos.....	73
42. Procedencia de las muestras analizadas de <i>Phymaturus</i> y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres cromosómicos.....	76
43. Procedencia de las muestras analizadas de <i>Phymaturus</i> y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres bioquímicos.....	78

LISTA DE ANEXOS

	pág.
ANEXO I	
1- Material utilizado sólo para análisis de caracteres merísticos y morfométricos.....	107
2- Material utilizado sólo para la obtención de cromosomas.....	109
3- Material utilizado sólo para análisis electroforético.....	109
4- Material utilizado tanto para electroforesis como para la obtención de cromosomas.....	111
ANEXO II	
II-A Lista y definición de caracteres merísticos.....	113
II-B Lista y definición de caracteres morfométricos.....	122

RESUMEN

Phymaturus es un género compuesto de pocas especies que comparten un "patrón" anátomo-eco-fisiológico adaptativo a biotopos caracterizados por roquedales y vegetación patagónica y altoandina, con poblaciones aisladas ubicadas en regiones cordilleranas y extracordilleranas, como la Sierra de Famatina, Sierra del Nevado y Mesetas volcánicas del sur argentino.

La taxonomía de las especies de *Phymaturus* se establece considerando caracteres exomorfológicos relacionados con caracteres: merísticos, morfométricos y de coloración epidérmica.

En esta Tesis se incorporan un conjunto de caracteres merísticos y morfométricos, además de información endomorfológica: cromosómica y bioquímica, para reconocer al género como un grupo natural y establecer relaciones de parentesco entre las especies que lo integran.

Para obtener un panorama de relaciones fenéticas, se usan métodos de Taxonomía Numérica (coeficiente de asociación UPGMA). También se aplica un análisis multivariado de componentes pincipales a los caracteres exomorfológicos, para averiguar que variables concentran la mayor variabilidad observada entre las especies antes de calcular las distancias fenéticas.

La asociación de similitud obtenida considerando la información que aportan los caracteres merísticos, se ajusta a las claves de determinación que existen en la literatura para el género. La similitud morfométrica permite el reconocimiento de 5 especies trans-andinas: *Phymaturus antofagastensis*; *Ph. mallimaccii*; *Ph. punae*; *Ph. sp.* y *Ph. patagonicus payuniaae*; y 1 especie cis-andina: *Ph. flagellifer*.

Con el análisis endomorfológico se descubre la existencia de *Phymaturus sp.*, especie exomorfológicamente críptica con *Ph. flagellifer*. Además la información cromosómica permite caracterizar poblaciones geográficas y proponer relaciones de ancestralidad.

Las relaciones fenéticas halladas, sumadas a la distribución disyunta de las poblaciones de *Phymaturus*, y a la información geológica y paleontológica disponible; permiten plantear un modelo distribucional donde un "patrón *Phymaturus*" emergente está en correspondencia con las características de hábitat que ocupan las especies actuales.

ABSTRACT

Phymaturus is a genus containing few species. They share several features in morphology, fisiology and ecology. They also develop habitat preferences for rock faces in patagonic vegetation and highlands in the Andes Mountains. Small populations of *Phymaturus* species are also founded at extracordilleran regions such as Famatina, Nevado and volcanics plateaus in southern of Argentine.

The taxonomy of the *Phymaturus* species is based in exomorphologic features, and are related to: meristic, morphometry and epidermic colorations.

In this Thesis a new group of meristic and morphometric characters are integrated, and endomorphological chromosomic and biochemistry information is added whith the following purpose:

- to characterize the genus as a natural group.
- to establish simmlarity relationships between the extant species.

Numerical Taxonomic methods (UPGMA association coefficient) are applied to obtain a new fenetic picture; multivariated analysis using principal components of exomorphological features was applied too. These data allows the estimation of magnitude of variables that you

can find and observe between different species, before consideration of fenetics measurements of distance.

The associations of different meristic characters are based in identification keys found in the literature of the genus. The morphometrics similitaries allows the recognition of five trans-andean species: *Ph. antofagastensis*; *Ph. mallimaccii*; *Ph. punae*; *Ph. sp. y Ph. patagonicus payuniaie* and one cis-andean species: *Phymaturus flagellifer*.

With endomorphological analysis the existence of *Phymaturus sp.* was discovered by me and then I concluded that this new species was previously included within *Phymaturus flagellifer*, because it is a criptyc exomorphological species. The use of chromosomic information allows the recognition of geographic populations and also a proposal for ancestral relationships.

The fenetic relationships founded and the disjunct geographic distribution of *Phymaturus* species together with geological and paleontological information, allows the proposal of a geographic distribution model where an emergent "*Phymaturus* pattern" is in accordance with habitat preferences of extant species.

INTRODUCCION

Phymaturus es un género de lagartos cuyo nombre y contenido han cambiado de manera dinámica en los últimos 5 años.

En 1985, Cei y Lescure verifican la identidad de *Lacerta palluma* Molina, 1782 y revalidan la denominación de *Centrura* Bell, 1843, para el género *Phymaturus*. Descubren que Gravenhorst (1838), describe *Callopistes maculatus*, un teido similar a los lacértidos europeos, cuando en realidad se trataba de *Lacerta (Lucerta) palluma* Molina, 1782. En el mismo trabajo, Gravenhorst describe como *Phymaturus palluma* (Molina, 1782) a un lagarto de talla mediana con un apéndice caudal redondo, engrosado y espinoso, procedente de la cordillera de Chile en latitudes próximas a Santiago (Cei y Lescure, 1985).

Gravenhorst fija de esta manera un error producido por Daudin (1802) que confundió *Lacerta palluma* Molina, 1782 como una especie perteneciente a *Stellio*, un género de lagartos africanos que poseen una cola con escamas erizadas como espinas, cuando nunca vió un ejemplar porque Molina efectuó su descripción de *Lacerta palluma* de memoria 14 años después de haber sido expulsado de Chile. Antes Gmelin (1788) y Meyer (1795) sin haber visto nunca la especie de

Molina citan a *Lacerta palluma* y *Cordylus palluma*, respectivamente.

Cei y Lescure, en un primer momento clarifican el problema y procuran poner orden rectificando identificaciones erróneas. Proponen nuevas combinaciones nomenclaturales *Centrura flagellifer* Bell, 1843, para *Phymaturus palluma* Gravenhorst, 1838; y *Callopistes palluma* (Molina) para *Callopistes maculatus* Gravenhorst, 1838 (Cei y Lescure, 1985).

Aceptada la revalidación por unos y rechazada por otros (Frost y Etheridge, 1989), comenzó a prevalecer en una atmósfera de inseguridad y confusión el nuevo uso.

Bajo la denominación de *Centrura*, Cei (1986) trata al género en su monografía sobre reptiles de las zonas áridas y semiáridas del centro-oeste, oeste y sur de Argentina. Finalmente, Lescure y Cei (1991), reconsideran la propuesta y contraponen la combinación nomenclatural *Phymaturus flagellifer* (Bell, 1843) para un género sin especie tipo y mal identificado.

Hasta el año 1964, *Phymaturus* era considerado como monotípico, con dos razas geográficas (Donoso-Barros, 1964), en tanto que a la fecha el mismo cuenta con 5 especies descritas:

- *Phymaturus antofagastensis* Pereyra, 1986
- *Phymaturus punae* Cei, Etheridge, Videla, 1983

- *Phymaturus mallimaccii* Cei, 1980
- *Phymaturus flagellifer* (Bell, 1843); y
- *Phymaturus patagonicus* Koslowsky, 1898

Esta última con 6 subespecies:

- *Phymaturus patagonicus nevadoi* Cei y Castro, 1973
- *Phymaturus patagonicus payuniaie* Cei y Castro, 1973
- *Phymaturus patagonicus zapalensis* Cei y Castro, 1973
- *Phymaturus patagonicus somuncurae* Cei y Castro, 1973
- *Phymaturus patagonicus patagonicus* Cei y Castro, 1973
- *Phymaturus patagonicus indistinctus* Cei y Castro, 1973

Todas ellas con distribución patagónica extracordillerana disyunta, en mesetas de origen volcánico.

La distribución geográfica del género es exclusivamente Neotropical, restringida a Sud América y siempre en latitudes mayores que la del Trópico de Capricornio.

Phymaturus es un género compuesto de pocas especies con una distribución geográfica poblacional disyunta, con hábitos de herbivoría y viviparidad, ligados a ambientes ecológicos específicos. Pueblan ambientes específicos en ambos lados de la Cordillera de Los Andes y en facies extra-andinas como mesetas volcánicas patagónicas y Sierras Pampeanas (Sierra de Famatina). La presencia de cualquiera de las especies del género marca ambientes caracterizados por la existencia de rocas de naturaleza granítica ó

basáltica. Moran entre las grietas presentes en ellas y se alimentan preponderantemente con vegetación propia de provincias fitogeográficas patagónicas, altoandinas y prepuneñas como efedráceas (*Ephedra andina*), compuestas (*Senecio*, *Artemisia*) y leguminosas (*Adesmia*). Soportan condiciones de irradiación solar intensa, grandes amplitudes térmicas y escasa humedad relativa ambiente. (Donoso-Barros, 1964; Cei y Castro, 1973; Cei y Roig, 1973; Cei, 1982, 1986; Cei, Etheridge y Videla, 1983; Videla, 1982, 1983).

Por las características que presenta *Phymaturus*, se considera importante realizar un esfuerzo para reconstruir su historia evolutiva, procurando determinar las relaciones filogenéticas que vinculan sus especies. Para acceder a este objetivo se requiere primero de un estudio fenético suficiente que permita efectuar una identificación correcta y adecuada de las diferentes especies que lo conforman. *Phymaturus* dejó de ser un género monotípico y en él, algunas de sus especies son polimórficas.

Para conocer los mecanismos evolutivos hay que avanzar en profundidad en el conocimiento de la variabilidad y, sobre todo, conocer otros tipos morfológicos de variabilidad, como la variación cromosómica y bioquímica.

Este taxa constituye un sistema biológico cuya adaptabilidad está determinada por una variabilidad

genética sobre la que actúan fuerzas selectivas, maximizando la adaptación al medio ambiente inmediato, con márgenes definidos por restricciones en la estructura genómica y en el desarrollo, que a su vez, cohesionan a una especie como un sistema discreto e integrado.

Importa caracterizar un "patrón *Phymaturus*" dentro de la herpetofauna neotropical, fundado en la antigüedad del género, su dependencia de las condiciones del microhábitat y su mantención de características morfológicas.

Hipótesis de trabajo:

- 1- La expresión del fenotipo de las especies de *Phymaturus* está ligada a las características ambientales del área de poblamiento.
- 2- La categoría de especie en *Phymaturus* se descubre mediante el análisis fenético de sistemas de caracteres morfológicos, exo- o endofenotípicos.
- 3- Las distancias fenéticas interespecíficas sumadas a las actuales áreas de poblamiento de *Phymaturus* se ajustan a un modelo distribucional.
- 4- El análisis fenético muestra las tendencias de variación morfológica, que unidas a un modelo distribucional, permite proponer relaciones de descendencia entre las especies de *Phymaturus*.

Objetivos

Objetivos Generales:

- 1- Establecer cuántas son las especies de *Phymaturus*.
- 2- Relacionar distancias fenéticas con área de poblamiento actual de las especies de *Phymaturus*, para proponer relaciones de descendencia que las vinculen.

Objetivos Específicos:

- a) Esclarecer la taxonomía del género usando caracteres de la morfología externa (caracteres merísticos y morfométricos) e interna (cariológicos y bioquímicos).
- b) Establecer la correspondencia entre distintos análisis fenéticos.
- c) Proponer relaciones evolutivas.
- d) Proponer un modelo distribucional que explique el área de poblamiento actual de las especies de *Phymaturus*.

MATERIALES Y METODO

MATERIALES

Se trabajaron 209 ejemplares procedentes de diversas localidades (ver Anexo I). Un resumen ordenado por especie y tipo de análisis practicado, se muestra en la Tabla Nº 1

Tabla Nº 1 Cantidad de ejemplares trabajados según: especie, sexo y análisis efectuado.

Especie	Ejemplares Trabajados				Usados en Análisis			
	M	H	J	Total	Me	Mo	Cr	Bi
Pf	5	8	1	14	2	4	7	12
Pa	20	14	1	35	17	17	3	18
Pm	4	6	4	14	8	8	6	4
Pp	3	7	1	11	9	9	--	--
Psp	36	45	14	95	34	34	34	52
Py	17	18	5	40	16	16	17	20
TOTALES	85	98	26	209	86	88	67	106

Referencias: (M)achos; (H)embras; (J)uveniles
 Caracteres (Me)rísticos
 Caracteres (Mo)rfométricos
 Caracteres (Cr)omosómicos
 Caracteres (Bi)oquímicos
 (Pf) *Phymaturus fagellifer*
 (Pa) *Ph. antofagastensis*
 (Pm) *Ph. mallimaccii*
 (Pp) *Ph. punae*
 (Psp) *Ph. sp.*
 (Py) *Ph. patagonicus payuniaie*

Las especies estudiadas presentan una estructura poblacional conformada por *demes* (Mayr, E. 1968) distribuidos en ambientes caracterizados por suelo rocoso (sedimentario o basáltico) y vegetación xérica andino-patagónica con presencia de leguminosas, compuestas, gramíneas y efedráceas.

No se ha comprobado una distribución geográfica continua, salvo a lo largo de un gradiente latitudinal en ambientes cordilleranos y extracordilleranos que presentan las características enunciadas. El material utilizado procede de las localidades indicadas en la Figura Nº 1 (pág. 10).

Como referencia que permita una interpretación precisa de figuras y tablas presentadas en esta tesis, se debe tener presente la siguiente codificación:

- Muestra: 1 (Pa) *Phymaturus antofagastensis*
- 2 (Pm) *Phymaturus mallimaccii*
- 3 y 7 (Pp) *Phymaturus punae*
- 4, 5 y 9 (Psp) *Phymaturus sp.*
- 8 (Pf) *Phymaturus flagellifer*
- 6 (Py) *Phymaturus patagonicus payuniaie*

- Sexo: n.1 = macho; n.2 = hembra; n.3 = juvenil. Donde (n) es el número de muestra correspondiente a cada especie
- Localidades: (CHI)le; (ARG)entina; (CAT)amarca; (AGN) Agua Negra (San Juan-Arg.); (COL)angüil (San Juan-Arg.); (PAR) Cruz del Paramillo (Mendoza-Arg.); (NEV) Sierra del Nevado (Mendoza-Arg.); (PAY)unia (Mendoza-Arg.).

El dimorfismo sexual que presentan las especies trabajadas se muestra en las Figs. Nº 2, 4, 5, y 7; en tanto que las condiciones de hábitat pueden observarse en las Figs. Nº 3 y 6.

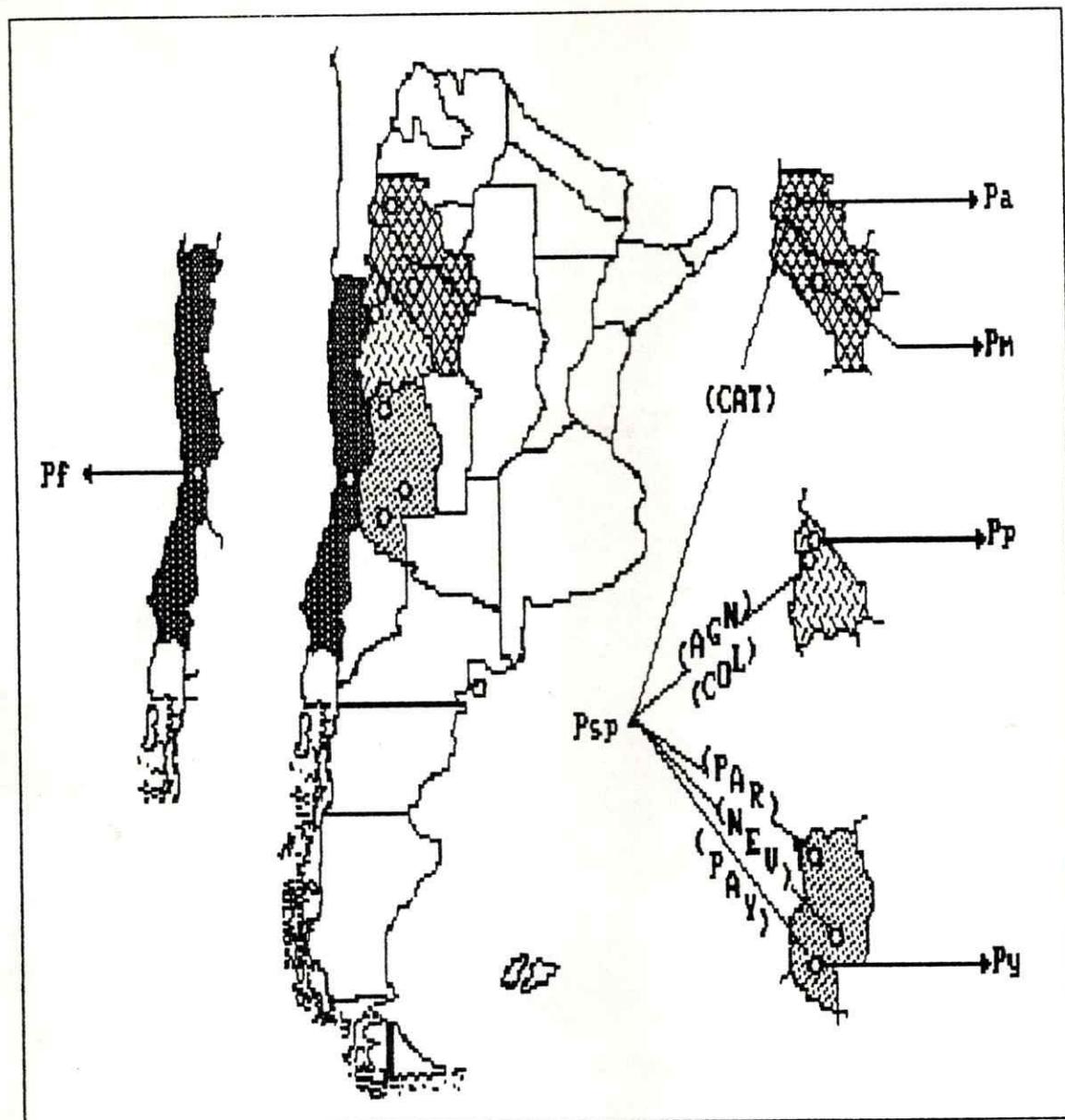


Fig. Nº 1. Procedencia de las muestras de *Phymaturus* analizadas en la Tesis



Fig. NO 2. *Phymaturus mallimaccii*: macho, hembra y juvenil.

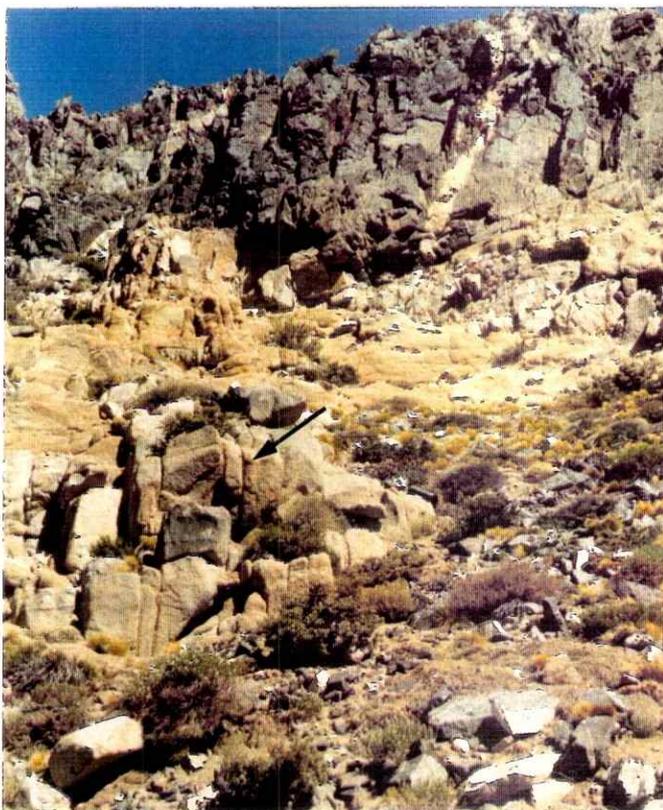


Fig. NO 3. Agua Negra. Hábitat de *Phymaturus* sp.



Fig. Nº 4. *Phymaturus* sp. —MACHO— Agua Negra, San Juan.



Fig. Nº 5. *Phymaturus* sp. —HEMBRA— Agua Negra, San Juan.



Fig. Nº 6. Volcán Payún Liso. Ambiente característico de la meseta volcánica. Hábitat de *Phymaturus sp.* y *Phymaturus patagonicus payuniae*

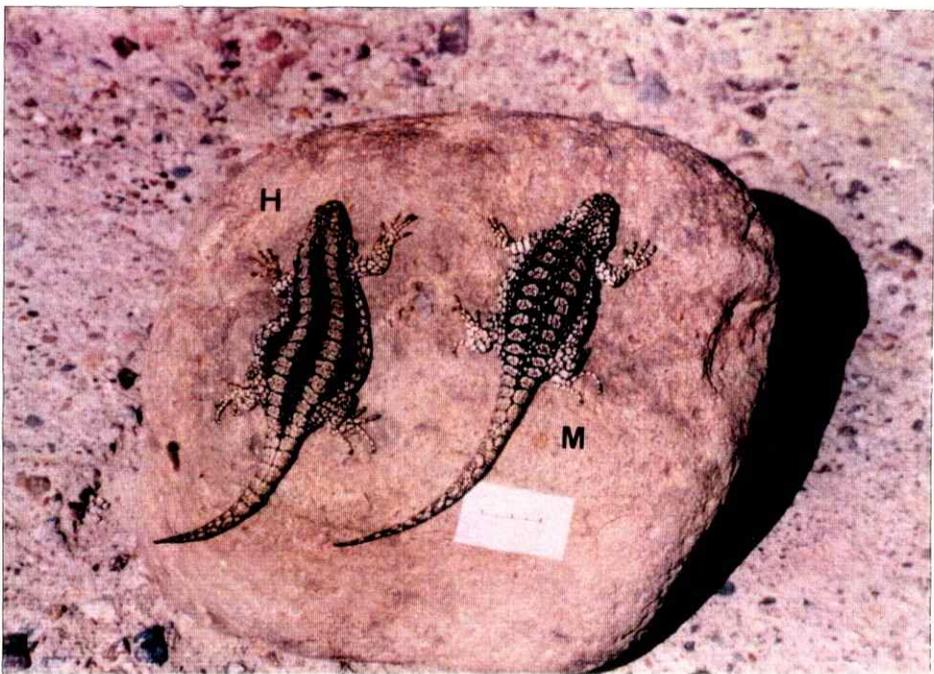


Fig. Nº 7. *Phymaturus patagonicus payuniae* -MACHO y HEMBRA- (Esc.: 2 cm).

METODO

Naturaleza de los datos

De las numerosas clasificaciones de distintas categorías de datos (Walker, 1968; Bunge, 1969; Sneath y Sokal, 1973 ; Clifford y Stephenson, 1975) los usados en esta tesis se clasifican como: a) datos de tipo multiestado cuantitativos discontinuos: caracteres merísticos y caracteres cromosómicos; b) datos multiestado cuantitativos continuos: caracteres morfométricos y finalmente, c) datos doble estado presencia-ausencia para el caso de los caracteres bioquímicos, aplicando la siguiente codificación: carácter (isoenzima) ausente = 1; y carácter (isoenzima) presente = 2.

1. Análisis de caracteres Merísticos y Morfométricos:

Los caracteres morfológicos externos registrados en una matriz básica de datos fueron:

- 35 caracteres merísticos (25 procedentes de la cabeza, 1 del cuello, 5 del tórax y abdomen, 4 de las extremidades y 1 de la cola); y
- 52 caracteres morfométricos (1 medida de referencia: largo hocico-cloaca, 26 procedentes de la cabeza, 1 del

cuello, 6 del tórax, 14 de las extremidades y 4 de la cola).

En el Anexo II-A y II-B figuran la lista y definición de los caracteres utilizados, y en las tablas II-1, II-2 y II-3 los datos registrados para cada carácter.

Se trabajaron 86 ejs. (17 machos, 18 hembras y 5 juveniles) para el análisis de los caracteres merísticos y 88 ejs. (23 machos y 37 hembras) para el análisis de los caracteres morfométricos. Aquellos ejemplares que no aportaron algún carácter de los considerados en la matriz básica de datos fueron eliminados del análisis final. La matriz básica de datos quedó integrada por los ejemplares ordenados por especie y sexo que se muestran en la Tabla Nº 2. (Para *Referencias* consultar la Tabla Nº 1).

Tabla Nº 2 Cantidad de ejemplares utilizados para el análisis de los caracteres merísticos y morfométricos.

Especie	Ejemplares Utilizados				Tipo de Análisis	
	M	H	J	Total	Me	Mo
Pf	3	3	0	6	2	4
Pa	10	10	1	21	7	14
Pm	5	7	1	13	8	5
Pp	4	11	1	16	8	8
Psp	11	15	1	27	8	19
Py	7	9	1	17	7	10
TOTALES	40	55	5	100	40	60

Taxonomía Numérica - Análisis Fenético:

Para medir la similitud que existe entre las especies estudiadas, se utilizan distintos niveles de información morfológica.

Se registran datos procedentes de:

- Morfología externa (exofenotipo): a) caracteres merísticos (cantidad de escamas). b) caracteres morfométricos (medidas corporales y tamaño de escamas)
- Morfología interna (endofenotipo): a) caracteres cariológicos (cariotipo). b) Caracteres bioquímicos (presencia-ausencia de determinados isoenzimas).

Con la información morfológica obtenida, se establece un universo multivariado para establecer un valor de similitud que vincule dos OTU's (de Operational Taxonomic Unit, Sneath y Sokal, 1973).

El conjunto de los caracteres registrados se utiliza para el reconocimiento individual de las OTU's, no para la evaluación numérica de la afinidad o similitud existente entre ellas. Para esto último se efectúa una selección diferencial de variables según procedan del exofenotipo o del endofenotipo.

La afinidad entre las unidades taxonómicas operativas se obtuvo considerando un gran número de caracteres

extractados de diversas partes del cuerpo de cada OTU, procediendo de la siguiente manera:

- 1º- Elección de las OTU (Anexo I)
- 2º- Elección de los Caracteres y construcción de una matriz básica de datos con los estados de los caracteres (Tablas Nº II-1; II-2; II-3)).
- 3º- Aplicar un coeficiente fenético a cada par posible de OTU's para calcular la magnitud de la similitud que los vincula.
- 4º- Construcción de grupos (núcleos inclusivos), mediante un análisis de agrupamiento.
- 5º- Elección de caracteres que explican la similitud encontrada entre los organismos y que posibilitan formular hipótesis de relación entre ellos.

El método de cálculo elegido para obtener las distancias fenéticas entre OTU's, fue el UPGMA (Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages. Sneath y Sokal, 1973; Halloy, 1980; Crisci y López Armengol, 1983). Se trata de un método de ligamiento promedio aritmético no ponderado, donde, luego de calcular una matriz derivada vuelve siempre a la matriz de datos original. Este método presenta los valores de correlación cofenética más altos (Crisci y López Armengol, 1983) y la menor distorsión entre la representación gráfica de las similitudes calculadas y la matriz básica de la que procede.

Análisis Multivariado de componentes principales

Para restringir el número de caracteres morfológicos a utilizar en el análisis fenético (UPGMA) a un mínimo con el que obtener un valor de magnitud de similitud equivalente al de considerar todos los caracteres observados, se utilizó el programa para computadoras PC *Statgraphics V. 1.0*.

Mediante un análisis multivariado de los datos registrados para los caracteres morfométricos y merísticos, se averigua qué variabilidad aporta cada carácter a la variabilidad total observada entre los OTU's considerados.

El método de análisis multivariado usado es el de **componentes principales**, el mismo permite estructurar un conjunto de datos multivariados cuya distribución de probabilidades no necesita ser conocida. Es una técnica matemática que no necesita un modelo estadístico para explicar la estructura probabilística de los errores. El análisis se basa en la transformación lineal de las observaciones originales y la obtención de un número reducido de combinaciones que sintetizan la mayor parte de la información contenida en los datos originales (Plá, L. 1986).

El método permite detectar qué caracteres explican la variabilidad observada en la muestra. Además, no le afecta la interferencia que produce la correlación intrínseca entre los caracteres, ya que genera nuevas variables: *los componentes principales*.

Los componentes principales tienen la particularidad de ser independientes y ortogonales entre sí. Se generan tantos componentes principales como caracteres se consideren. El análisis es útil toda vez que se desee conocer la relación entre los elementos de una población y se sospeche que en dicha relación influye de manera desconocida un conjunto de variables. Es un método esencialmente descriptivo y tiene una interpretación geométrica (Plá, L. 1986).

Para la selección secuencial de los caracteres que concentran el mayor porcentaje de explicabilidad de la variabilidad observada se construyeron tres matrices de datos, una para el análisis de los caracteres merísticos y dos (una para machos y otra para hembras), para el análisis de los caracteres morfométricos.

Como resultados del análisis multivariado aplicado se obtuvieron:

- a) Valores propios (*eigenvals*), tantos como variables analizadas. De ellos se obtiene el porcentaje de varianza explicado por cada componente principal.

- b) Valor de cada componente principal para cada OTU estudiado.
- c) Valor del peso de cada componente principal para cada una de las variables en juego.

Con toda esta información, generada para cada matriz en estudio se construye una planilla de resultados con la que se calcula el porcentaje de explicabilidad de la varianza con la que contribuye cada variable utilizada. Para todos los casos se consideró como mínimo tantos componentes principales como fueran necesarios para explicar inicialmente por lo menos un 75 % de la variabilidad total existente.

La fórmula empleada en el cálculo del porcentaje de explicabilidad de la varianza total considerada para cada carácter analizado fue la siguiente:

- *Fórmula para el cálculo del porcentaje de explicabilidad de la varianza total considerada para cada carácter analizado:*

$$\sum_{i=1}^n cp_n * wcp_n^2$$

Donde: (cp_n) = valores de explicabilidad de la varianza parcial para cada componente principal

(wcp_n²) = peso con el que cada variable interviene dentro de cada vector que constituye cada componente principal

Primero se realizó el análisis global de la matriz (Machos + Hembras), la que en el caso de los caracteres morfométricos debió ser partida en dos respecto a la cantidad de caracteres considerados según el orden en que fueron registrados, ya que su número excedía la capacidad de análisis del programa utilizado (*Statgraphic R-1.0*).

Para iniciar el análisis multivariado de los caracteres morfométricos se trabajaron dos matrices de 60 individuos por 27 caracteres cada una. Una vez efectuado el análisis multivariado completo para cada mitad, se efectúa la primera selección de variables mediante un método gráfico: se eligen todas las variables situadas en, o, sobre, la línea conformada por el valor promedio del porcentaje de explicabilidad esperado para cada una de las variables si todas ellas explicaran igual varianza. El valor promedio se calcula para cada caso como el cociente: Valor del porcentaje total de explicabilidad de la varianza considerado para n componentes principales (que explican como mínimo el 75 % de la Varianza Total) dividido por el número total de variables analizadas.

Con los caracteres seleccionados, se procede a analizar las matrices de Machos y Hembras por separado. Con los resultados se generan gráficos de dispersión de OTU's y Variables en los que pueden apreciarse agrupaciones definidas y específicas.

2. Análisis Cromosómico:

Se trabajaron 67 ejemplares de *Phymaturus*: 7 ejs. de *Phymaturus flagellifer*; 3 ejs. de *Ph. antofagastensis*; 6 ejs. de *Ph. mallimaccii*; 34 ejs de *Phymaturus sp.*; y 17 ejs. de *Ph. patagonicus payuniaie*. No pudo obtenerse el cariotipo de *Phymaturus punae* porque inconvenientes operativos impidieron el acceso a su área de distribución geográfica.

Las localidades de procedencia del material utilizado se aprecian en la Fig. Nº 1 (pág. 10). Los datos de colección están en el Anexo I apartados 2 y 4.

La metodología aplicada se ajusta al siguiente esquema:

- a- Confección de un protocolo de registro.
- b- Inoculación de un antimitótico, Colchicina -Sigma- 0,7-1 %, vía intraperitoneal.
- c- Narcosis y disección, previo al sacrificio de cada individuo, se inyectó vía intramedular al cerebro una dosis del anestésico -xilocaína-. Mediante disección se extrajo el siguiente tejido para el análisis cariológico:
 - intestino delgado y grueso
 - bazo, y

- testículo

d- Obtención de placas metafásicas mediante técnicas de aplastado y suspensión celular, descritas por Bogart J.P. (1973) y Moorhead P.S., *et al* (1960) respectivamente, con las modificaciones efectuadas por Navarro Barón, J. (1983).

- Técnica de aplastado:

- 1- Lavado del tejido en agua destilada fría;
- 2- Hipotonía en agua destilada fría (15' intestino; 45' bazo y testículos);
- 3- Fijación en ácido acético 50 % ;
- 4- Deposición por raspado de una pequeña muestra de tejido sobre portaobjeto y aplastado mediante presión, protegiendo el cubreobjeto con papel absorbente;
- 5- Desprendimiento del cubreobjeto en alcohol absoluto con hielo seco.

- Técnica de suspensión (Testículos y/o bazo solamente):

- 1- Homogenización del tejido en solución isotónica a temperatura ambiente;
- 2- Hipotonía en KCl 0,075M;
- 3- Fijación en metanol:acético (3:1) frío;
- 4- Centrifugación a 800 rpm y eliminación del sobrenadante;
- 5- Lavado del precipitado por resuspensión y centrifugación con fijador;

- 6- Goteo en portaobjeto; y
- 7- Secado al aire.
- e- Tinción con Giemsa al 4 % en pH 7,2 para el recuento del número cromosómico por placa y obtención del cariotipo.
- f- Montaje de las preparaciones teñidas con Histoclad.
- g- Revisión de todos los preparados.
- h- Fotografía de las mejores placas metafásicas utilizando un microscopio óptico Leitz con objetivo de inmersión (1000 X).
- i- Revelado y ampliación de los negativos para extraer los datos del cariotipo.

3. Análisis bioquímico:

Se obtuvieron muestras de 106 individuos: 12 ejes. de *Phymaturus flagellifer*; 18 ejes. de *Ph. antofagastensis*; 4 ejes de *Ph. mallimaccii*; 52 ejes. de de *Phymaturus sp.*; y 20 ejes. de *Phy. patagonicus payuniae*. Por las razones expuestas para el caso del análisis cromosómico, no se procesaron ejemplares de *Phymaturus punae*. Todas las muestras se mantuvieron congeladas a -70 °C hasta el momento de su análisis.

Las localidades de procedencia del material utilizado se muestran en la Fig. Nº 1 (pág. 10), y los datos de colección están en el Anexo I apartados 3 y 4.

El método de análisis fue la electroforesis horizontal en geles de almidón. El gel de almidón utilizado como medio poroso a través del cual se desplazan las proteínas se preparó al 12 %, empleando almidón hidrolizado para electroforesis SIGMA.

Los procedimientos técnicos operativos, tinciones específicas y soluciones tampón usadas para geles y puentes de electrodos, se siguieron de Haféz, R (1981) y Navarro B., J. (1983).

En músculo esquelético, hígado y plasma sanguíneo se analizaron los sistemas enzimáticos: Lactato deshidrogenasa LDH (E.C. 1.1.1.27); Malato deshidrogenasa MDH (E.C. 1.1.1.37); Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa GPD (E.C. 1.1.1.8); Esterasa ES (E.C. 3.1.1.1) y proteínas totales del músculo esquelético PTM (Harry y Hopkinson, 1976).

Dentro de capachos cavados en una plantilla de "flexiplast", se obtuvo de cada tejido un homogenizado en solución tampón igual a la usada en la preparación del gel en el que le correspondiera correr. En ellos se embebió una cinta de papel filtro Whatman Nº 3 (9x5 mm) que actuó como medio de soporte de las muestras. Luego se las insertó en una línea de siembra: corte hecho al gel a 3,5 cm del lado que posteriormente se orientara hacia el cátodo.

Las dimensiones del gel de almidón usado fue de 18,5x13,0 cm de lado y 1 cm de altura, esto permite obtener

cuatro láminas de 2 mm de espesor por cada corrida, destinando cada una de ellas a una tinción específica distinta. Se realizaron cinco series de tres corridas cada una totalizando 15 corridas electroforéticas.

Se hizo electroforesis en aparato horizontal manteniendo un flujo constante de corriente (30 mA) durante ± 10 hr, hasta que el marcador: azul de bromofenol al 1 %, migrara 6,5 cm (Hígado, Músculo esquelético y Plasma)

Las diferentes isoenzimas fueron numeradas de menor a mayor considerando XXX-1 las que migran más cerca de los electrodos (ya fueran anódicas o catódicas).

En virtud de que la muestra por población fue pequeña no se calcularon índices de similitud y de distancias genéticas (Nei, 1972; Rogers, 1972).

Como alternativa se efectuó un análisis fenético para averiguar las posibles relaciones interespecíficas de las especies. Para tal fin se construyó una matriz básica de datos, donde las OTU's se individualizan por el nombre de la especie, y como carácter doble estado presencia-ausencia, se consideraron las isoenzimas observadas en cada muestra.

RESULTADOS

CARACTERES MERISTICOS

Análisis Multivariado de componentes principales

Del análisis global de la matriz básica de datos de caracteres merísticos, mediante un cálculo de componentes principales, se desprende que es necesario considerar los 12 primeros componentes principales para explicar el 88.74% de la Varianza Total existente (Tabla Nº 3). Al aplicar la fórmula para el cálculo del porcentaje de explicabilidad de la varianza total considerada para cada carácter analizado se obtuvo las Figs. Nº 8 y 9.

En todas las figuras donde se muestre el porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter exomorfológico graficado, las abreviaturas usadas son las siguientes:

- %Var.Expl.p/c/Caráct. = Eje Y: Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter analizado.
- * %Var.Caráct.Mer. = Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico
- $\frac{\text{---}}{\text{x.xx}}$ %Var.Expl.Prom. = Porcentaje de variabilidad explicada promedio obtenida mediante el cociente de la variabilidad total considerada dividido el número de caracteres analizados.

El carácter POPR (cantidad de poros precloacales) no se incluyó en el análisis global (machos + hembras) de *Phymaturus*, porque se trata de un carácter sexual secundario (dimorfismo sexual) presente sólo en los machos y ausente en las hembras.

TABLA Nº 3

Análisis de componentes principales
Caracteres Merísticos - *Phymaturus*

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	28.22175	28.22175
2	12.21357	40.43532
3	9.81107	50.24638
4	8.71279	58.95917
5	6.81558	65.77475
6	5.90937	71.68412
7	4.15181	75.83593
8	2.99556	78.83149
9	2.93954	81.77103
10	2.20965	83.98068
11	2.09150	86.07218
12	1.90735	87.97953

Análisis Multivariado de Comp. Ppales.
Caracteres Merísticos - *Phymaturus*

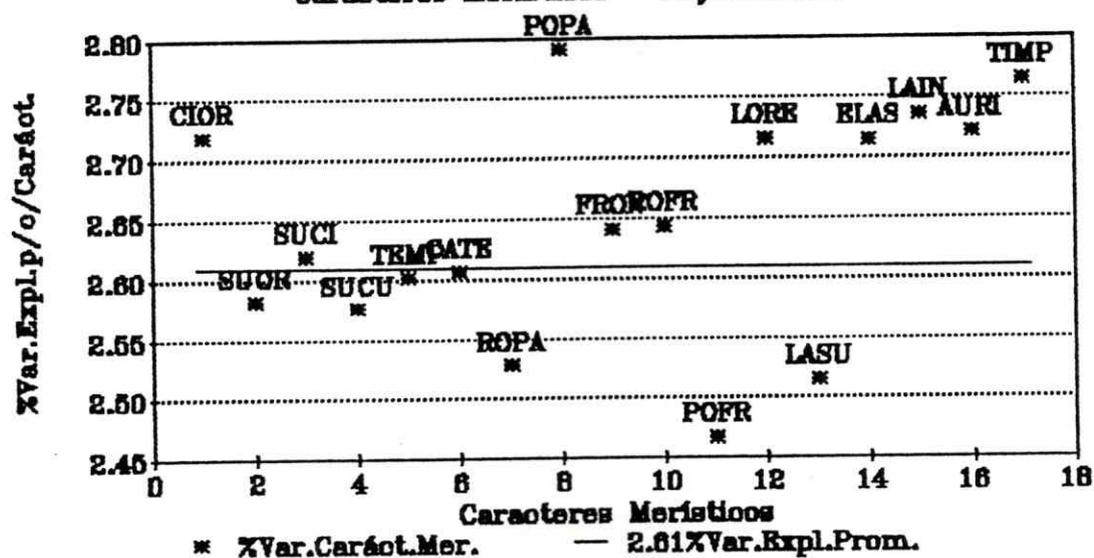


Fig. Nº 8. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 88.74% de variabilidad considerada. (1º Mitad)

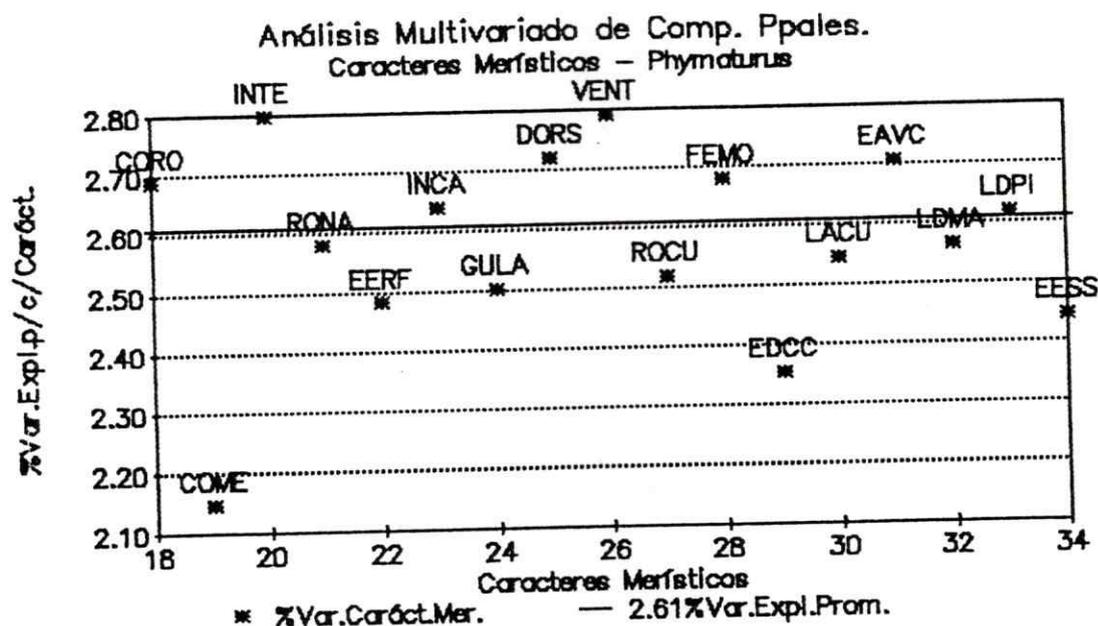


Fig. Nº 9. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 88.74% de variabilidad considerada. (2ª Mitad)

Con los valores correspondientes al 1º y 2º componente principal, los que juntos acumulan el 40.43 % de explicabilidad de la variabilidad observada se obtuvo un diagrama de dispersión (Fig. Nº 10), donde se aprecian claramente cuatro nubes de puntos correspondientes al agrupamiento de especies distintas. Un grupo de puntos, discriminado claramente del resto de los OTU's por el 1º componente principal lo conforman los individuos de la muestra Nº 6 los que se reúnen entre sí antes de confundirse con otras especies.

De las tres nubes restantes, dos las discrimina el 2º componente principal, muestras Nº 1-3 por un lado y muestra

Nº 2 por otro. La muestra poblacional Nº 8 ocupa un espacio intermedio hacia el origen de coordenadas y no discrimina entre poblaciones cis-andinas (Nº 8) y trans-andinas (Nº 4).

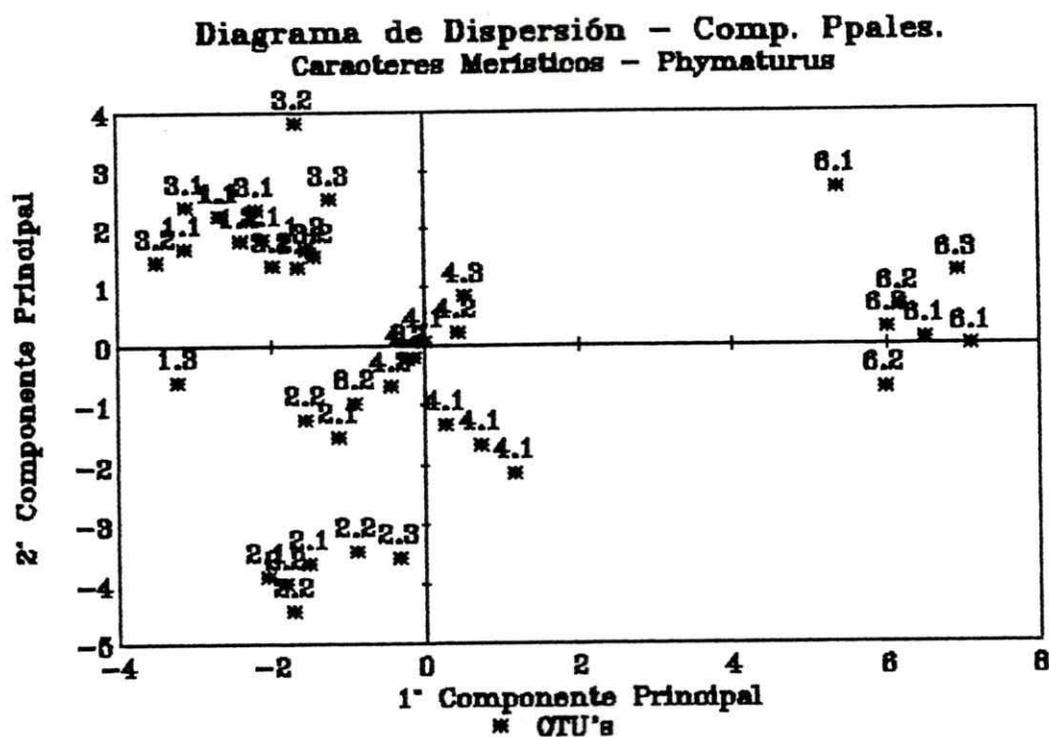


Fig. Nº 10. Diagrama de dispersión resultado del análisis de caracteres merísticos del conjunto de machos, hembras y juveniles de *Phymaturus*.

Los caracteres merísticos iniciales se analizaron en machos y hembras por separado, debido al dimorfismo sexual presente en *Phymaturus*.

El número de caracteres analizados fue de 35 para los machos y de 34 para las hembras, porque el carácter cantidad de poros precloacales (POPR) está presente sólo en los machos.

MACHOS

TABLA Nº 4

Análisis de componentes principales
Caracteres Merísticos - MACHOS - *Phymaturus*

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	31.21285	31.21285
2	15.82004	47.03289
3	12.47865	59.51154
4	10.76148	70.27302
5	8.03706	78.31009
6	5.45398	83.76407

Análisis Multivariado - Peso 1^a-2^a CP
Caracteres Merísticos - MACHOS

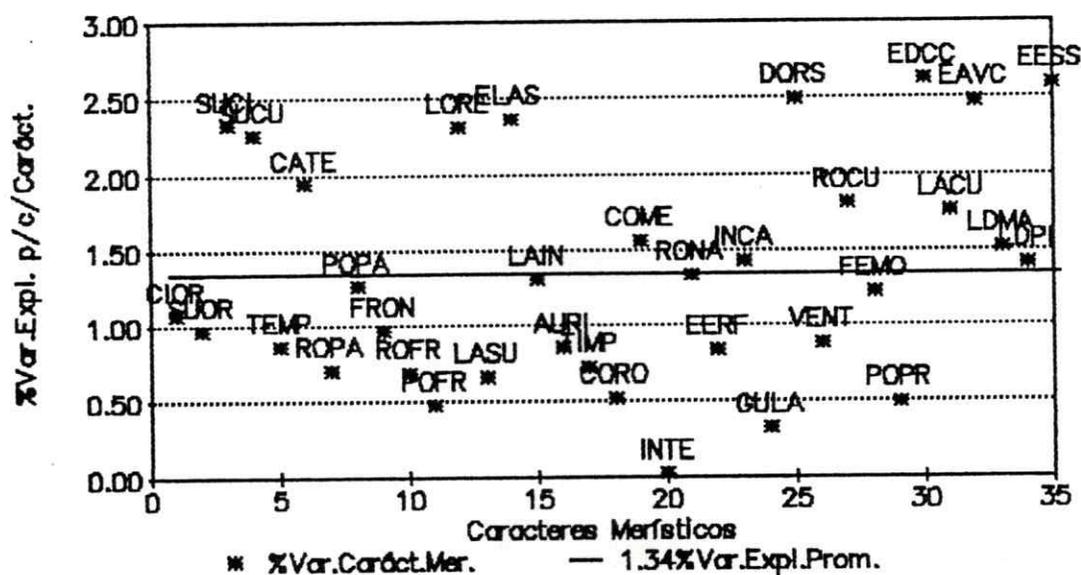


Fig. Nº 11. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 47.03% de variabilidad considerada. (2 primeros Comp. Ppales.) -MACHOS- *Phymaturus*.

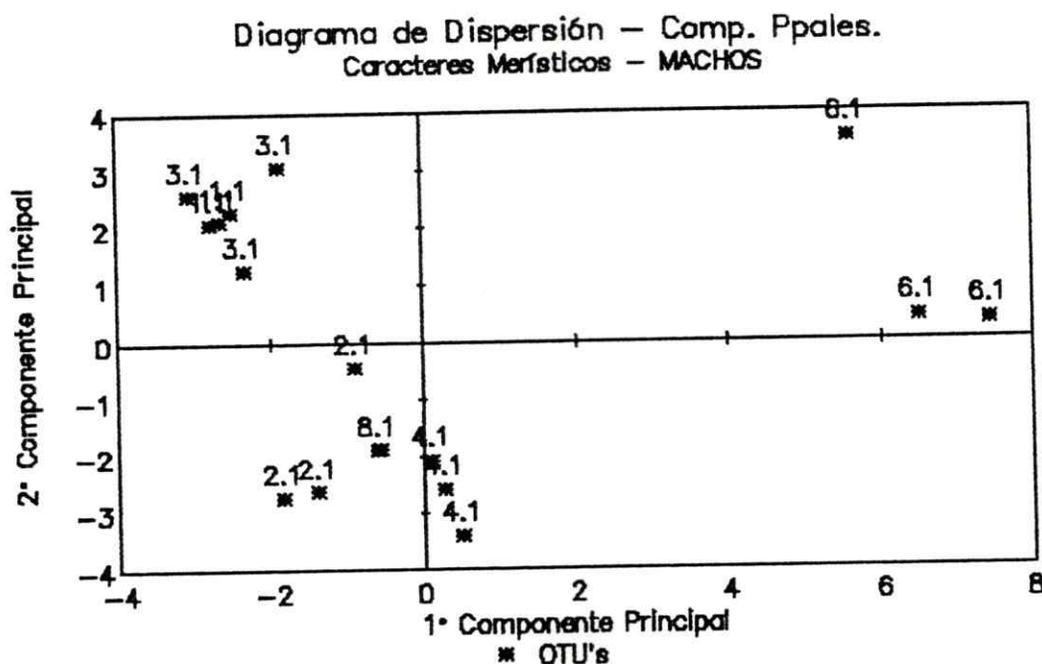


Fig. Nº 12. Diagrama de Dispersión de OTU's resultado del análisis de caracteres merísticos de los - MACHOS - de *Phymaturus*.

HEMBRAS

TABLA Nº 5

Análisis de componentes principales
Caracteres Merísticos - HEMBRAS - *Phymaturus*

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	31.11134	31.11134
2	15.97389	47.08523
3	10.90619	57.99142
4	8.89113	66.88255
5	6.70252	73.58507
6	5.83816	79.42323

Se analizó una matriz con 34 caracteres ya que las hembras no presentan el carácter poros precloacales (POPR).

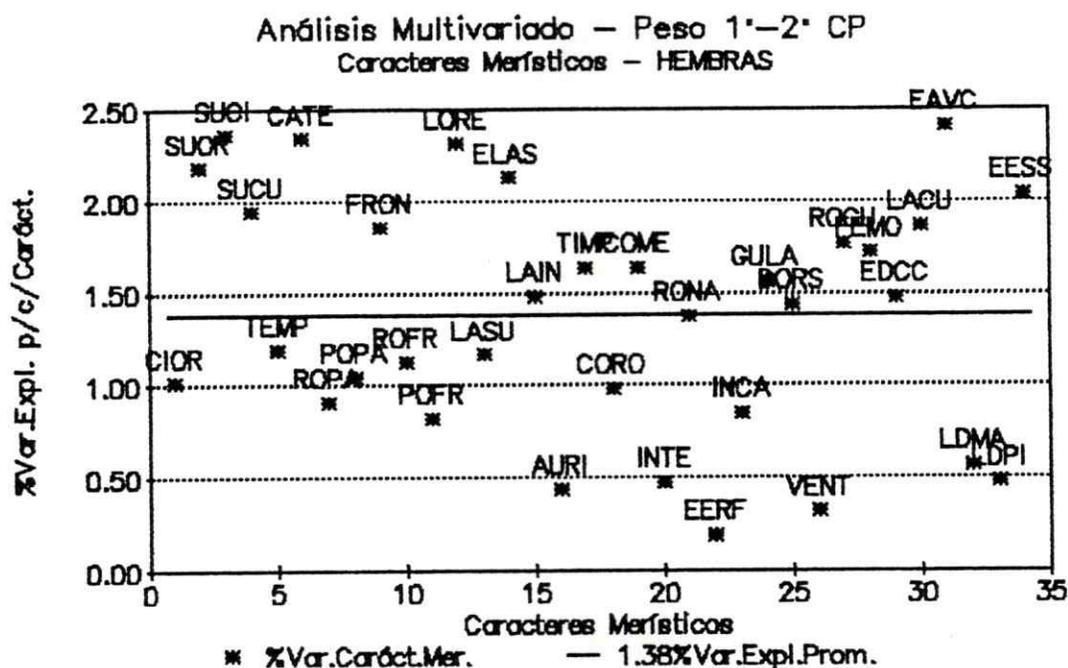


Fig. Nº 13. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico para un total del 47.08% de variabilidad considerada. (2 primeros Comp. Ppales.) -HEMBRAS- *Phymaturus*

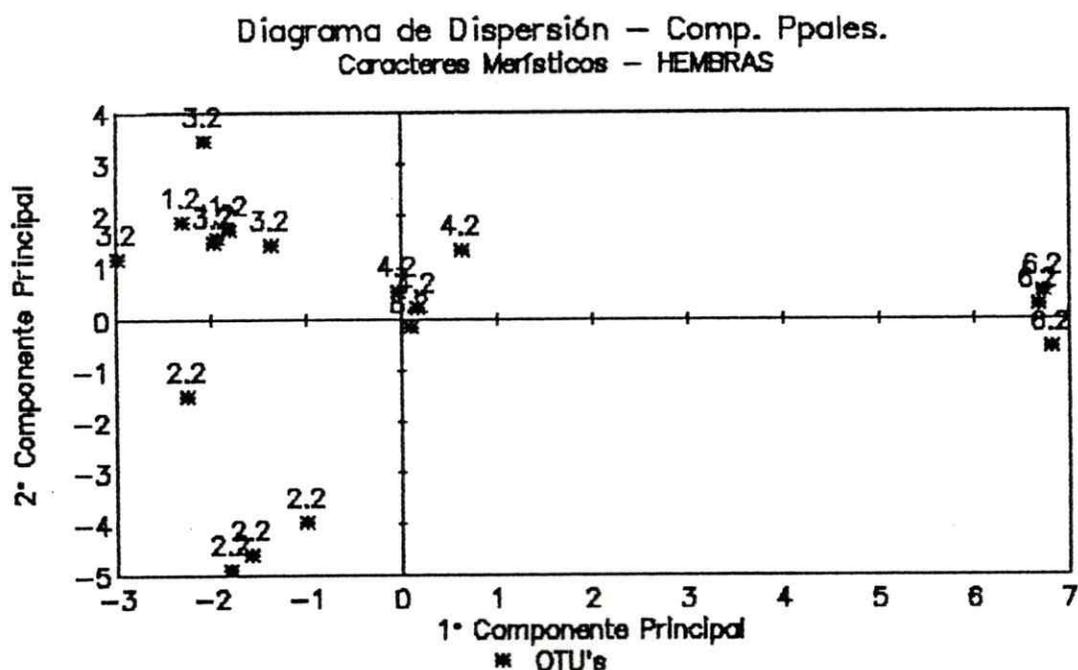


Fig. Nº 14. Diagrama de dispersión de OTU's resultado del análisis de caracteres merísticos de las - HEMBRAS - de *Phymaturus*.

La fluctuación del porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter merístico, obedece a que se han considerado sólo los dos primeros componentes principales que explican un escaso 47.08 % de varianza total, de manera tal que se incrementa el peso en que interviene cada variable en el análisis. Se procede de esta manera porque el diagrama de dispersión de OTU's se realiza en un plano bidimensional y la discriminación que se observa se ajusta a la variabilidad que hemos observado en la Fig. Nº 13.

Luego de los análisis multivariados: para datos globales (machos + hembras); para machos solos ; y para hembras solas. Se seleccionaron 22 caracteres cuya ponderación respecto a la explicabilidad de la variabilidad total observada, fue más que el promedio.

Los caracteres seleccionados fueron: escamas supraorbitales (SUOR), escamas superciliares (SUCI), escamas suboculares (SUCU), escamas del cantus temporal (CATE), escamas frontales (FRON), escamas loreales (LORE), escamas labiales superiores 2 (ELAS), escamas labiales inferiores (LAIN), escamas timpánicas (TIMP), escamas en contacto con la mental (COME), escamas que rodean la nasal (RONA), escamas gulares (GULA), escamas dorsales (DORS), escamas alrededor del cuerpo (ROCU), escamas dorsales correspondientes al largo de la cabeza (EDCC), escamas alrededor del 15° verticilo de la cola (EAVC), corridas de

escamas entre supralabiales y la subocular (EESS), escamas femorales (FEMO), escamas intercantales (INCA), escamas a lo largo del cuello (LACU), lamelas del cuarto dedo de la mano (LDMA) y lamelas del cuarto dedo de la pata (LDPI).

El análisis de similitud fenética se realizó utilizando esos 22 caracteres y se obtuvo la siguiente matriz de distancias fenéticas:

TABLA Nº 6

Matriz de distancias fenéticas para el promedio de 22 caracteres merísticos seleccionados mediante un análisis de componentes principales en *Phymaturus*

	Pa	Pm	Pp	Psp	Py	Pf
Pa	0					
Pm	174.02	0				
Pp	103.74	211.68	0			
Psp	129.74	173.16	128.37	0		
Py	260.80	264.49	263.99	193.62	0	
Pf	139.59	212.87	121.7	107.20	188.75	0

Con esta matriz se obtiene el fenograma que se aprecia en la Fig. Nº 15.

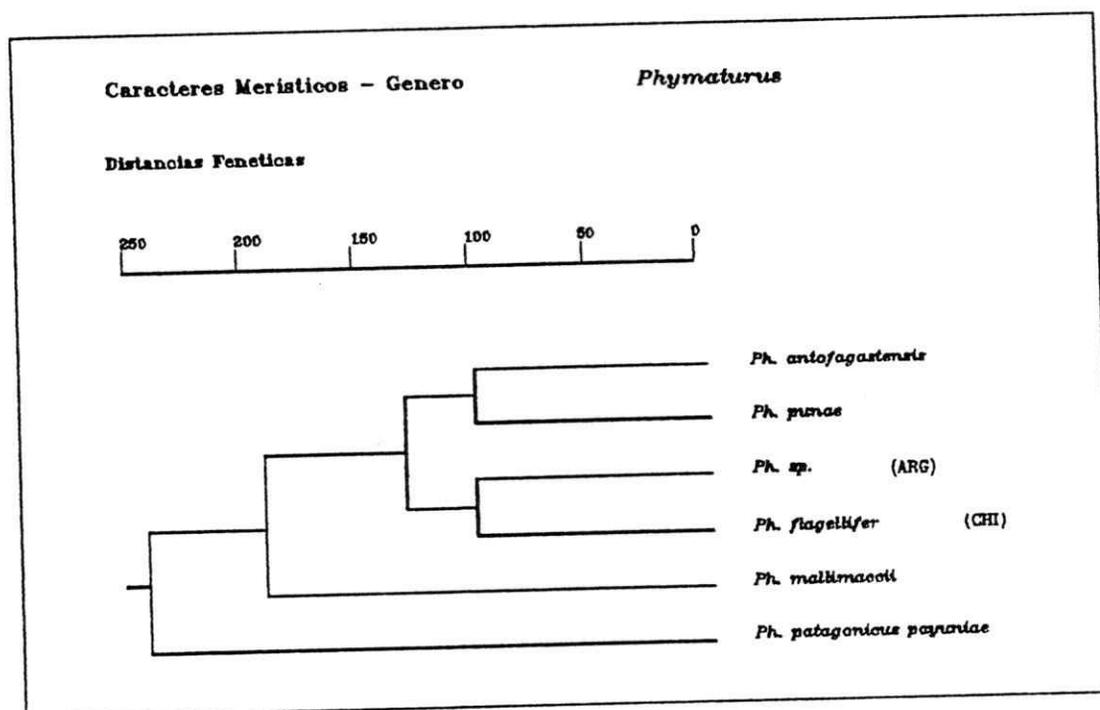


Fig. Nº 15. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres merísticos

CARACTERES MORFOMETRICOS

Análisis Multivariado de Componentes Principales**Análisis Global:**

La mayor cantidad de caracteres analizados obligó a dividir el análisis global (machos + hembras) en dos etapas, debido a que el programa estadístico en uso fue incapáz de analizar en conjunto la matriz completa (60 OTU's, entre machos y hembras de *Phymaturus* y 52 caracteres morfométricos).

Los resultados del análisis de la 1ª mitad de la matriz básica de datos, se muestran en la Tabla Nº 7.

TABLA Nº 7

Análisis de Componentes Principales - 1ª Mitad
Caracteres Morfométricos - *Phymaturus*

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	43.66371	43.66371
2	17.72097	61.38468
3	10.13567	71.52035
4	4.95062	76.47097
5	3.78341	80.25437
6	3.17729	83.43166

El porcentaje de variabilidad que explica cada carácter morfométrico analizado se muestra en la Fig. Nº 16. La línea llena continua que representa la variabilidad explicada promedio discrimina por encima de ella los

caracteres que contribuyen con más peso al valor de cada componente principal.

Los dos primeros componentes principales (61.38 % de explicación de la varianza total calculada) graficados en un diagrama de dispersión en la Fig. Nº 17, muestran cómo el 2º componente principal discrimina con claridad las muestras poblacionales Nº 6 y 8 del resto de los *Phymaturus*. El 1º componente principal separa netamente la muestra Nº 6 (trans-andina) de la Nº 8 (población cis-andina).

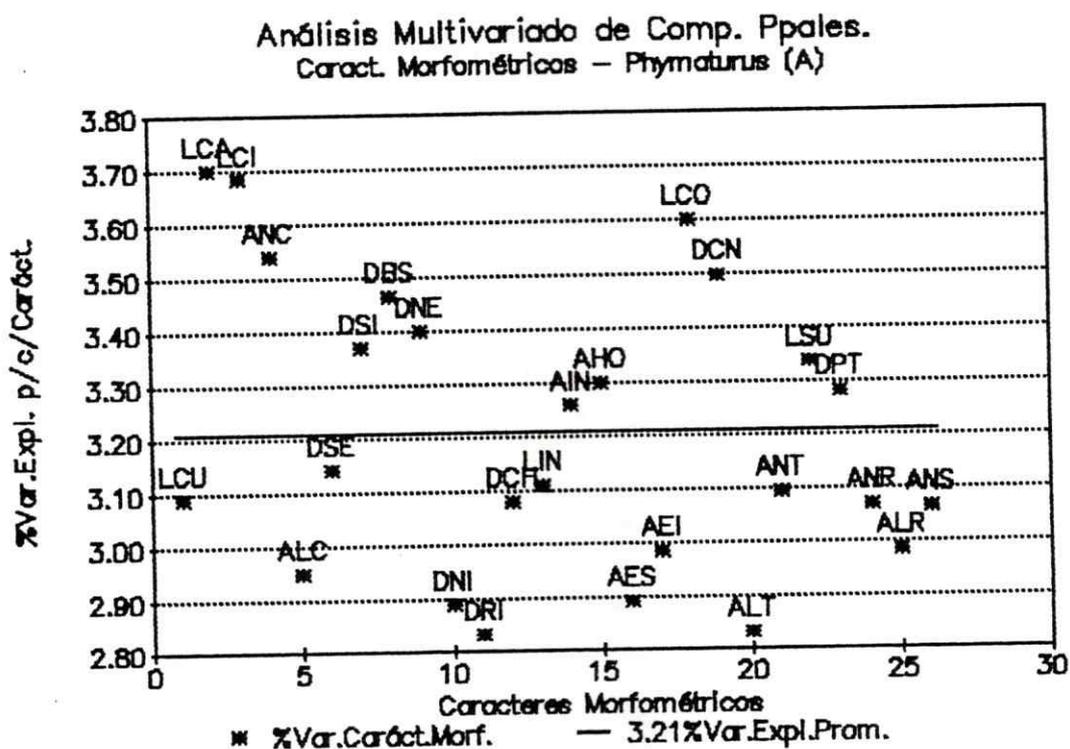


Fig. Nº 16. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 83.48% de variabilidad considerada. (1º Mitad de caracteres de la matriz básica de datos).

El conjunto de caracteres analizados en esta primera mitad de la matriz básica de datos morfométricos, no permite discriminar dentro del conjunto de muestras transandinas, sin embargo fue posible discriminar entre las muestras poblacionales Nº 8 cis- andina y Nº 4 transandina.

Diagrama de Dispersión - Comp. Ppales.
Caract. Morfométricos - *Phymaturus* (A)

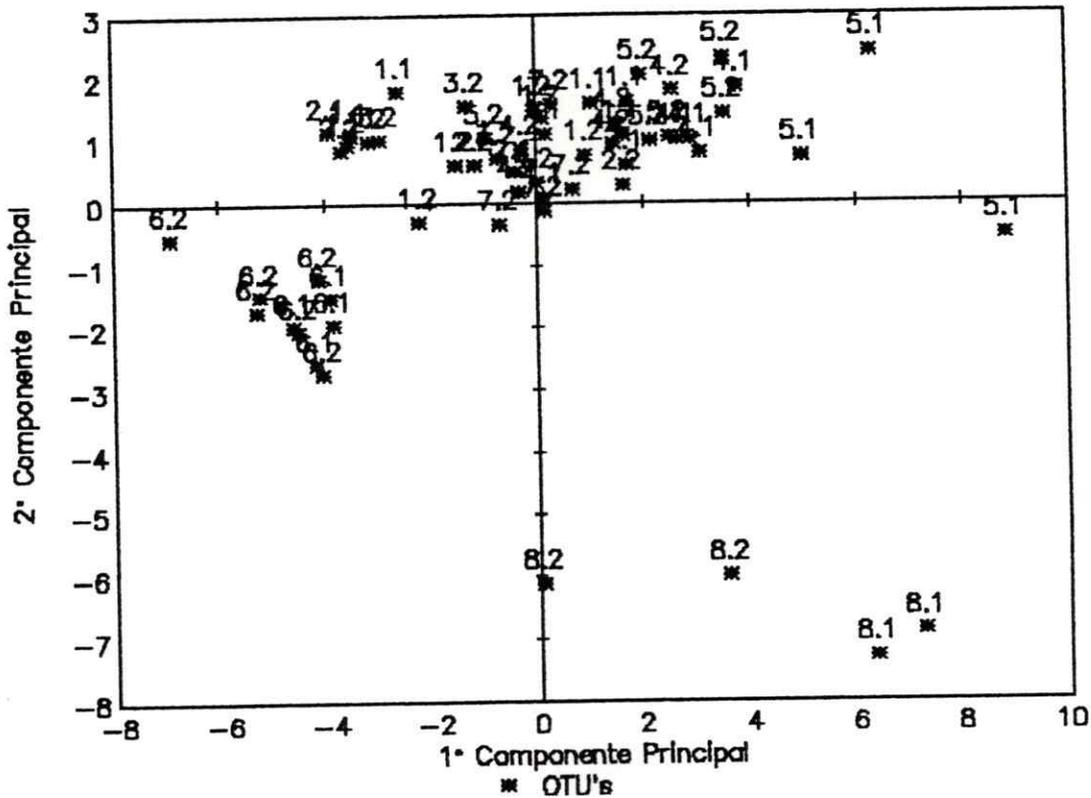


Fig. Nº 17. Diagrama de Dispersión de los OTU's resultado del análisis de la 1ª mitad de la matriz básica de datos morfométricos de -MACHOS + HEMBRAS - de las especies de *Phymaturus*.

Los restantes caracteres morfométricos integrantes de la 2ª mitad de la matriz básica de datos,

explican el 77,48 % de la variabilidad total calculada. Aquí, el 1º componente principal concentra más del 40 % de la variabilidad total calculada, según se aprecia en la Tabla Nº 8.

TABLA Nº 8

Análisis de Componentes Principales - 2º Mitad
Caracteres Morfométricos - *Phymaturus*

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	40.82185	40.82185
2	13.76360	54.58545
3	7.88443	62.46988
4	6.21734	68.68722
5	5.64104	74.32826
6	3.62463	77.95289

Análisis Multivariado de Comp. Ppales.
Caract. Morfométricos - *Phymaturus* (B)

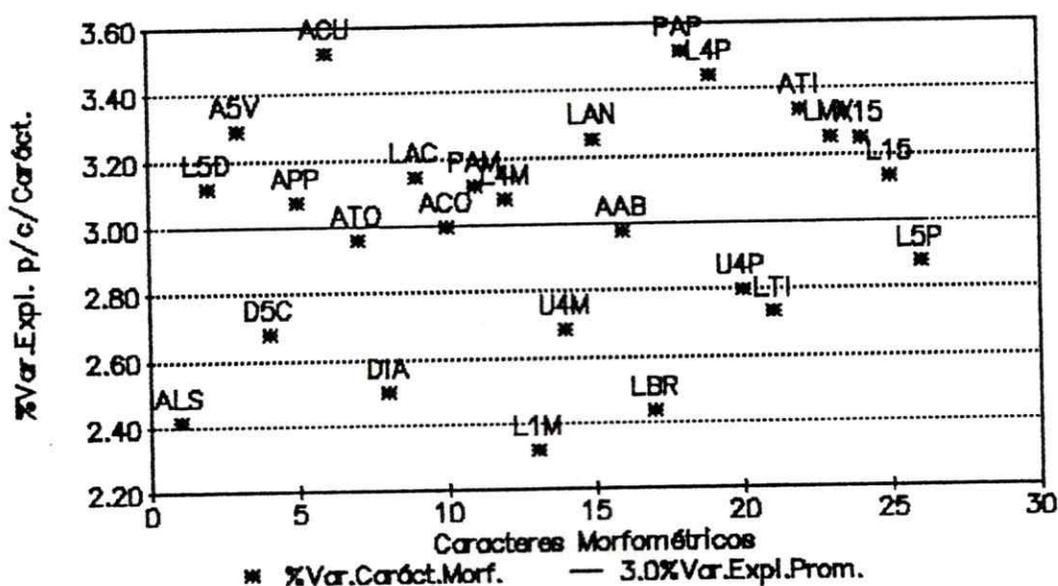


Fig. Nº 18. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 77.48% de variabilidad considerada. (2º Mitad de caracteres de la matriz básica de datos).

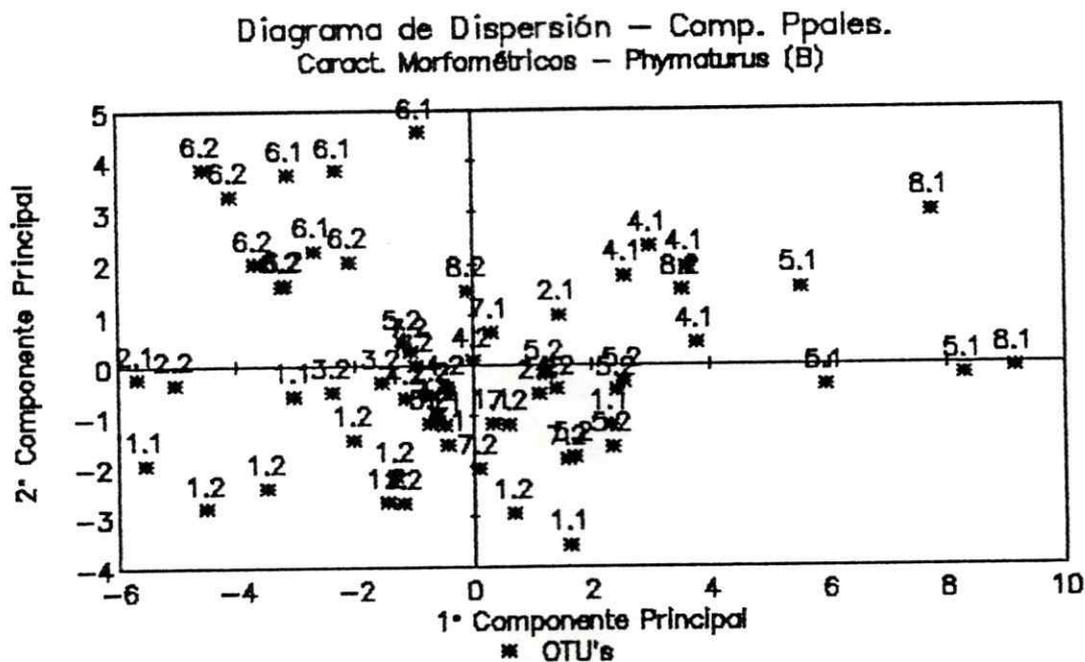


Fig. Nº 19. Diagrama de Dispersión de los OTU's resultado del análisis de la 20 mitad de la matriz básica de datos morfométricos de -MACHOS + HEMBRAS - de las especies de *Phymaturus*.

Análisis Específico:

MACHOS

El análisis global (machos + hembras), posibilitó reducir a 26 las variables morfométricas que se analizaron en machos y hembras por separado.

Los caracteres seleccionados fueron: LCA, LCI, ANC, DSI, DBS, DNE, AIN, AHO, LCO, DCN, LSU, DPT, L5D, A5V, APP, ACU, LAC, PAM, L4M, LAN, PAP, L4P, ATI, LMU, A15, L15 (ver definiciones en el Anexo II-B).

En los machos el 1º componente principal concentra más del 50 % de la variabilidad total calculada, según se aprecia en la Tabla Nº 9.

TABLA Nº 9

Análisis de componentes principales.
Caracteres Morfométricos - MACHOS - *Phymaturus*.

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	56.77321	56.77321
2	17.36986	74.14307
3	9.34519	83.48827
4	4.68906	88.17733
5	3.00887	91.18620
6	1.95803	93.14423

Análisis Multivariado - 1ª y 2ª CP
Caracteres Morfométricos - MACHOS

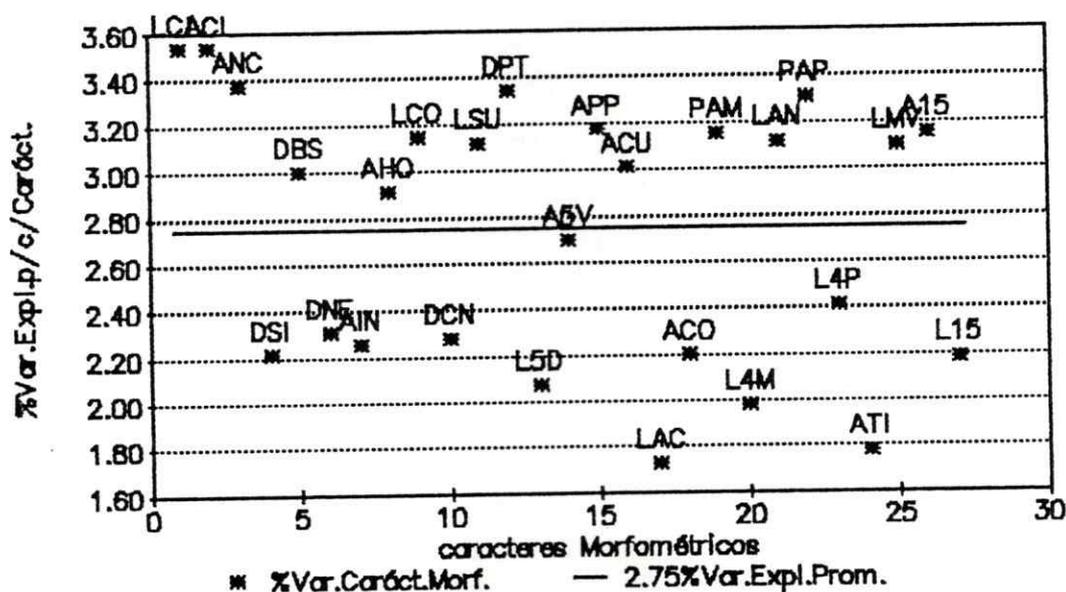


Fig. Nº 20. Porcentaje de variabilidad explicada por cada carácter morfométrico para un total del 74.14% de variabilidad considerada en base a los dos primeros componentes principales.

Diagrama de Dispersión - Comp. Ppales.
Caracteres Morfométricos - MACHOS

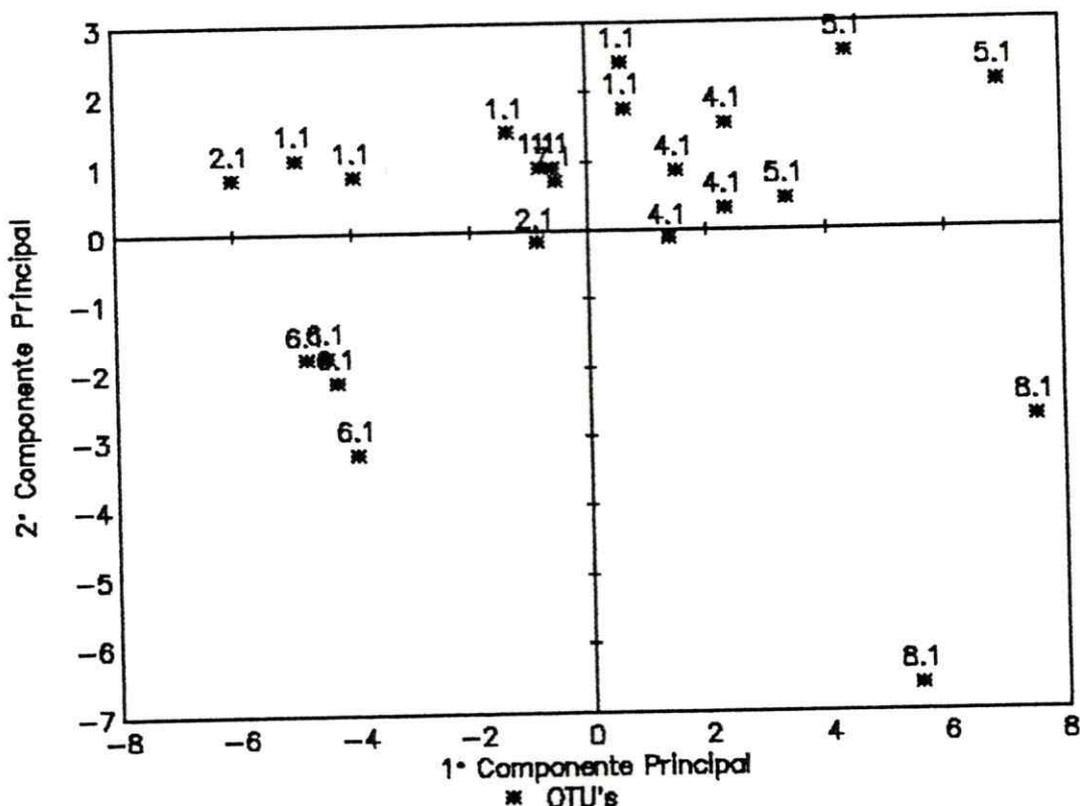


Fig. Nº 21. Diagrama de dispersión de los MACHOS de las diferentes especies de *Phymaturus*.

El 1º componente principal discrimina las muestras Nº 2 de la Nº 4 y Nº 5, procedentes de Paramillos-Uspallata y Payunia respectivamente.

HEMRAS

Un análisis secuencial idéntico al operado con los machos se siguió para las hembras con una variable menos: ancho de la hilera de poros-cloacales (APP), porque es un carácter sexual secundario y en las hembras están ausentes.

Los valores propios obtenidos y el porcentaje de variabilidad que explican figuran en la Tabla Nº 10:

TABLA Nº 10

Análisis de Componentes Principales
Caracteres Morfométricos -HEMBRAS- *Phymaturus*

Componente Número	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	44.79439	44.79439
2	18.39192	63.18631
3	12.12684	75.31316
4	4.74230	80.05546
5	3.63050	83.68596
6	2.90252	86.58848

Los valores correspondientes al 1º y 2º componente principal comparado con los obtenidos para el caso de analizar los MACHOS indica que las hembras presentan un cierto monomorfismo independiente de la muestra que se trate.

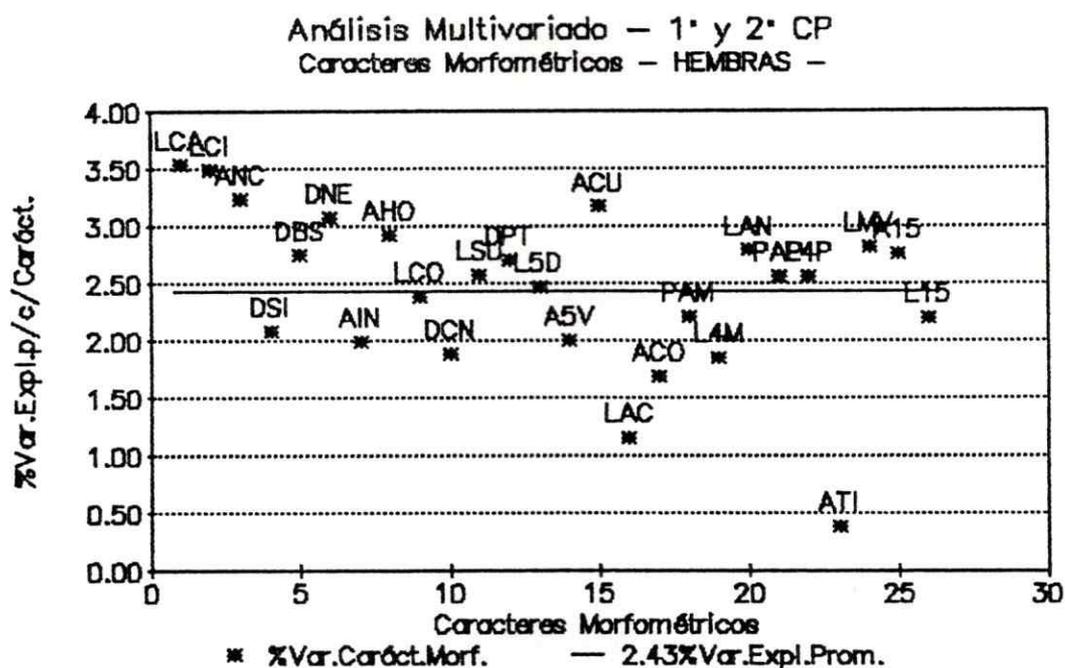


Fig. Nº 22. Porcentaje de variabilidad explicada para un total del 63.19% por el 1º y 2º componente principal.

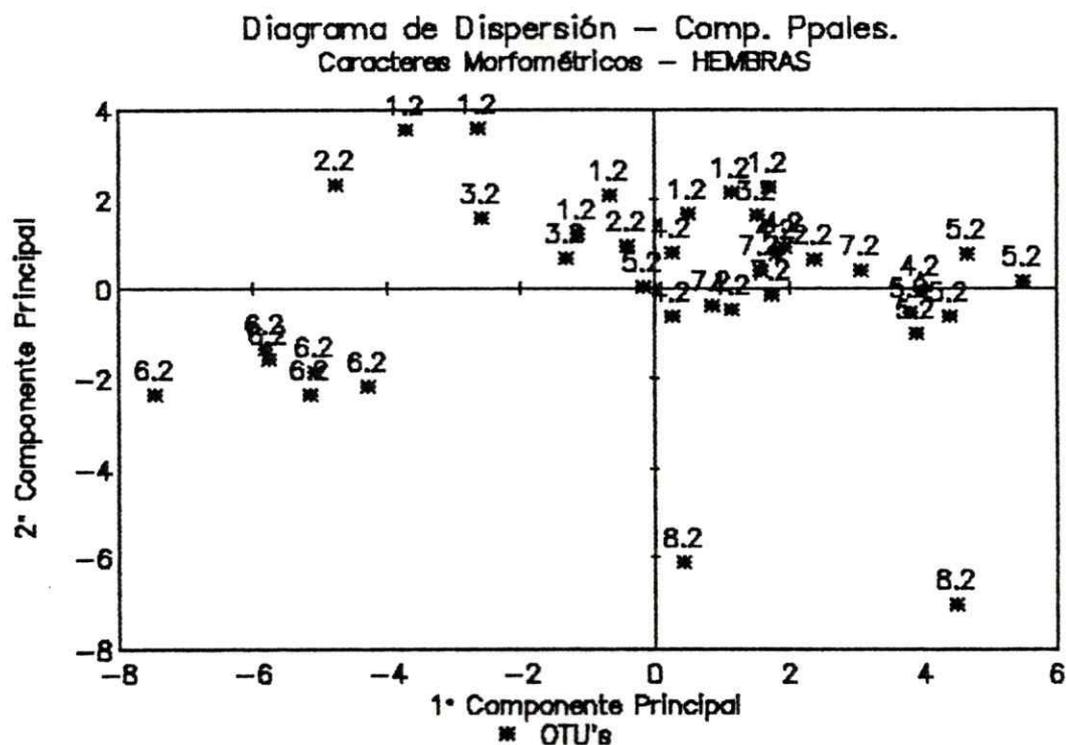


Fig. Nº 23. Diagrama de dispersión de los OTU's HEMBRAS de las diferentes especies de *Phymaturus*.

El análisis muestra una separación manifiesta entre las muestras N^o 6 y N^o 8 (población cis-andina), del resto de los *Phymaturus* trans-andinos

Luego del análisis multivariado de machos y hembras por separado; se seleccionaron 17 caracteres cuya ponderación respecto a la explicabilidad de la variabilidad total observada, fue más que el promedio.

Los caracteres morfométricos seleccionados para el cálculo de las distancias fenéticas entre las diferentes muestras analizadas de *Phymaturus* fueron: largo de la cabeza región lateral (LCA); largo de la cabeza región drosal (LCI); ancho de la cabeza región temporal (ANC); ancho de la cabeza región ocular (DBS); distancia entre las escamas nasales (DNE); ancho de la primer porción del hocico (AHO); Longitud de la cuenca ocular (LCO); largo de la escama subocular (LSU); perfil, largo región temporal (DPT); largo de 5 escamas dorsales (L5D); ancho del cuello (ACU); largo de la palma de la mano (PAM); largo del antebrazo (LAN); largo de la palma del pié (PAP); largo del cuarto dedo del pié (L4P); largo del muslo (LMU) y ancho de una escama a la altura del 15^o verticilo de escamas erizadas (A15).

Con estos caracteres morfométricos se realizó un análisis de similitud fenética, obteniéndose la siguiente matriz de distancias fenéticas:

TABLA Nº 11

. Matriz de distancias fenéticas para el promedio de 17 caracteres morfométricos seleccionados mediante un análisis de componentes principales para las 6 especies que componen *Phymaturus*

	Pa	Pm	Pp	Psp	Pf	Py
Pa	0					
Pm	32.99	0				
Pp	38.00	40.49	0			
Psp	21.75	29.51	30.09	0		
Pf	113.63	95.28	90.88	99.24	0	
Py	115.67	104.06	96.31	102.94	106.36	0

Con esta matriz de distancias se obtuvo el fenograma de la Fig. Nº 24.

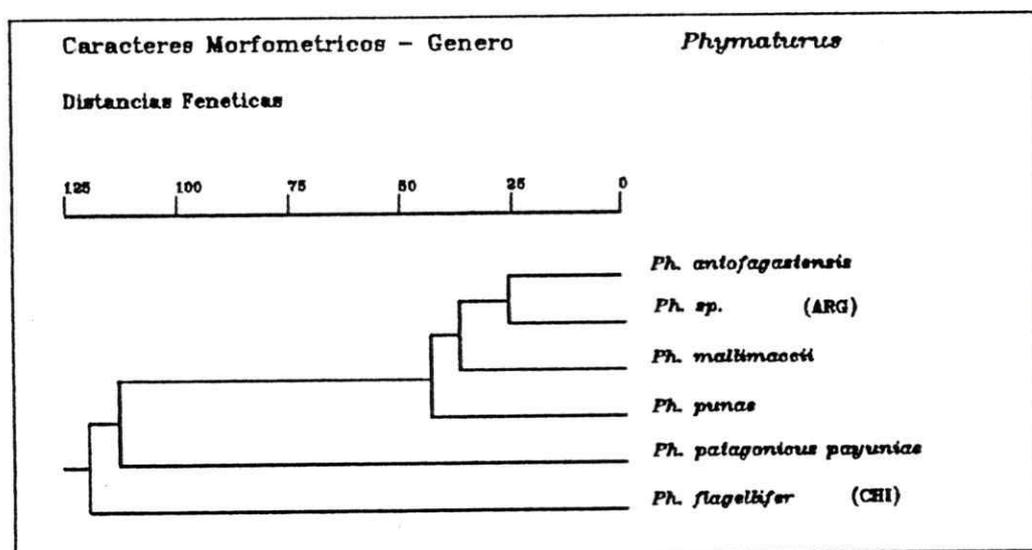


Fig. Nº 24. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres morfométricos.

CARACTERES CROMOSOMICOS

Se obtuvieron los cariotipos de: *Phymaturus antofagastensis*; *Ph. mallimaccii*; *Ph. sp.*; *Ph. flagellifer* y *Ph. patagonicus payuniaie*.

El único cariotipo conocido hasta esta Tesis era el de *Phymaturus flagellifer* (Lambrot y Navarro-Suárez, 1984). En virtud de las pocas especies que componen el género, se esperaba encontrar un monomorfismo cromosómico (Paull, et al., 1976). Sin embargo, la morfología cromosómica hallada resultó diferente y característica para cada taxon. Sólo resultó conservador el sistema cromosómico de determinación del sexo (X_1X_2Y).

El ordenamiento de los cariotipos permitió separar netamente macro de microcromosomas, para trabajar con los primeros respecto al mecanismo que les dió origen. El primer par de microcromosomas para todos los cariotipos no excedió nunca el 60 % del tamaño relativo del par de macrocromosoma inmediato anterior y el porcentual del tamaño relativo de todos los microcromosomas considerados respecto al set haploide no superó en ningún caso el 30 % del set haploide total. Como contrapartida, independientemente del número de macrocromosomas que posee cada especie, estos corresponden en todas ellas a más del 70 % del set haploide total.

Phymaturus antofagastensis

Fórmula cromosómica $2n = 28$ (12M+16m) para las hembras y $2n = 27$ (12M+15m) para los machos. La Fig. Nº 30 (pág. 54) representa el cariotipo de una hembra en donde se visualiza el par sexual $X_1X_1X_2X_2$. En la Fig. Nº 37-A (pág. 58), correspondiente a una diaquinesis meiótica, se observa la presencia del cromosoma Y metacéntrico.

En calidad de idiograma se presenta la Fig. Nº 25, construida en base al tamaño relativo de cada par cromosómico respecto al 100 % del set haploide total. En los idiogramas se adoptó la morfología cromosómica propuesta por Levan *et al.* (1964). (Spotorno, 1985).

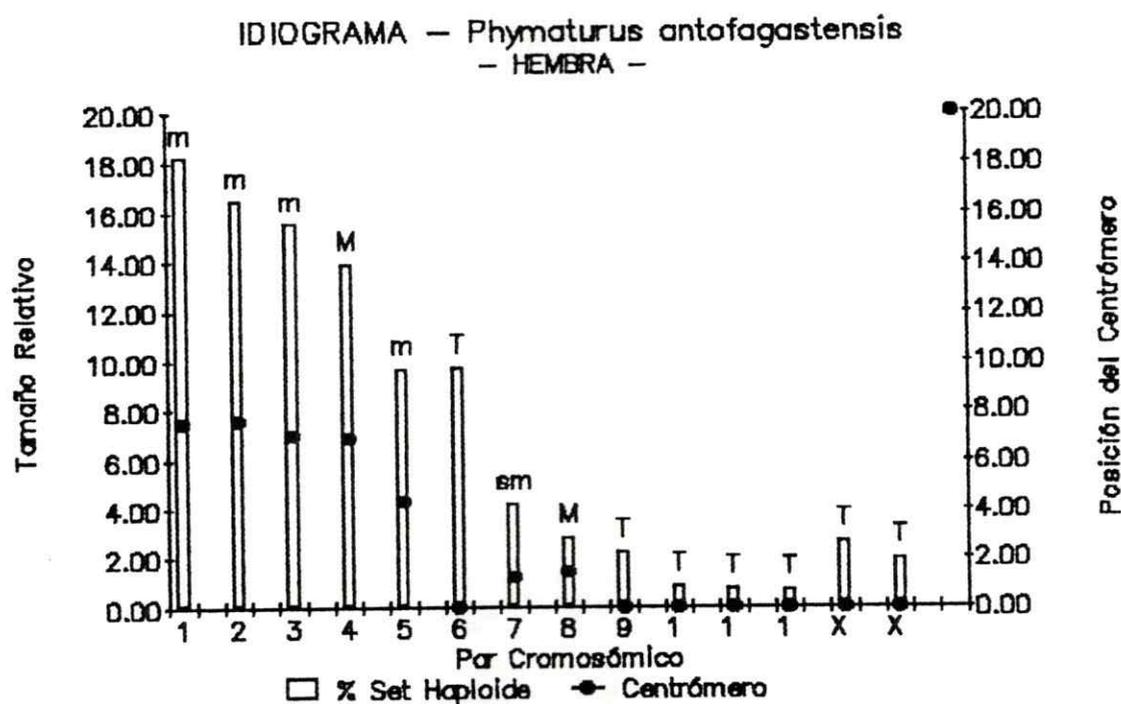


Fig. Nº 25. Idiograma del cariotipo de *Phymaturus antofagastensis*.

Phymaturus mallimaccii

Fórmula cromosómica: $2n = 28$ (12M+16m) para las hembras y $2n = 27$ (12M+15m) para los machos. Sistema cromosómico de determinación del sexo X_1X_2Y . El cariotipo correspondiente a un ejemplar hembra se aprecia en la Fig. Nº 31 (pág. 54). En la Fig. Nº 37-B (pág. 58), se observa la presencia del cromosoma Y metacéntrico correspondiente a una diaquinesis meiótica. El idiograma del cariotipo se visualiza en la Fig. Nº 26.

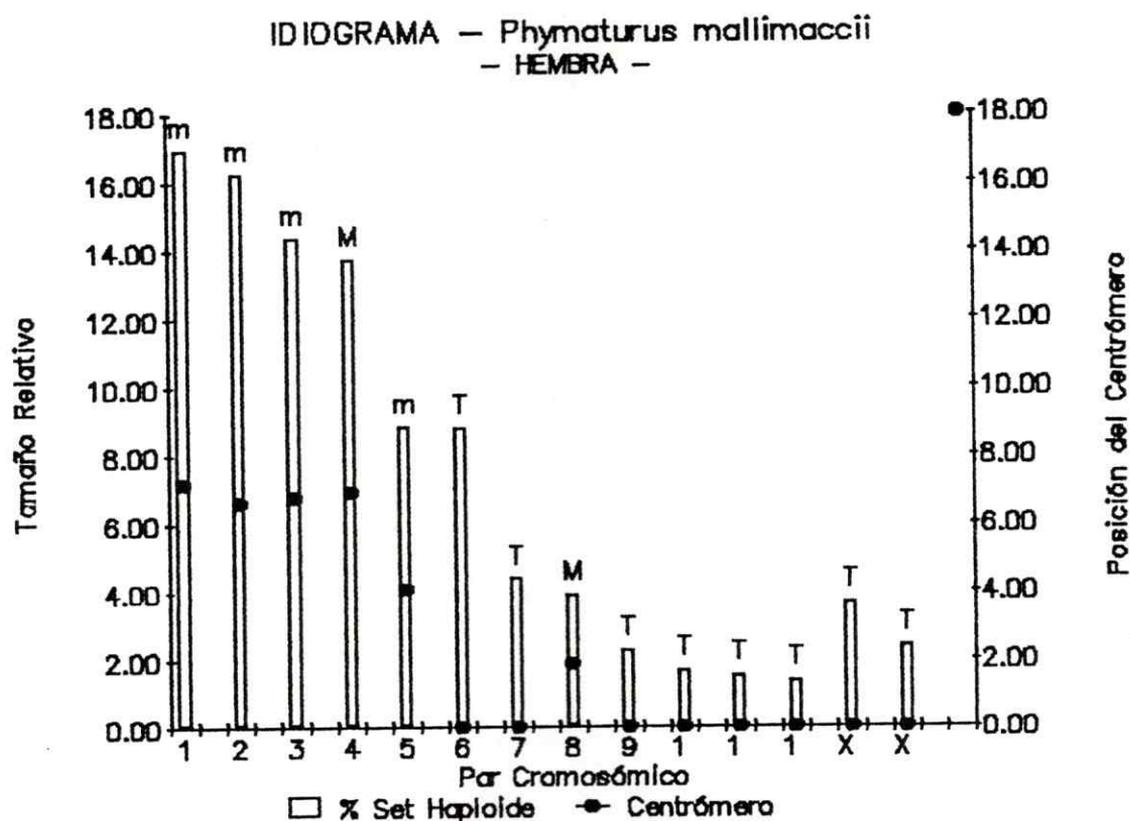


Fig. Nº 26 Idiograma del cariotipo de *Phymaturus mallimaccii*.

Phymaturus sp. (Paramillos - Argentina)

Fórmula cromosómica: $2n = 30$ (14M+16m) para las hembras y $2n = 29$ (14M+15m) para los machos, sistema cromosómico de determinación del sexo X_1X_2Y . El cariotipo correspondiente a un ejemplar macho se aprecia en la Fig. Nº 32 (pág. 55) y el de la hembra en la Fig. Nº 33 (pág. 55). El idiograma del cariotipo de la hembra se aprecia en la Fig. Nº 27.

IDIGRAMA - *Phymaturus* sp. (PAR) ARG.
- HEMBRA -

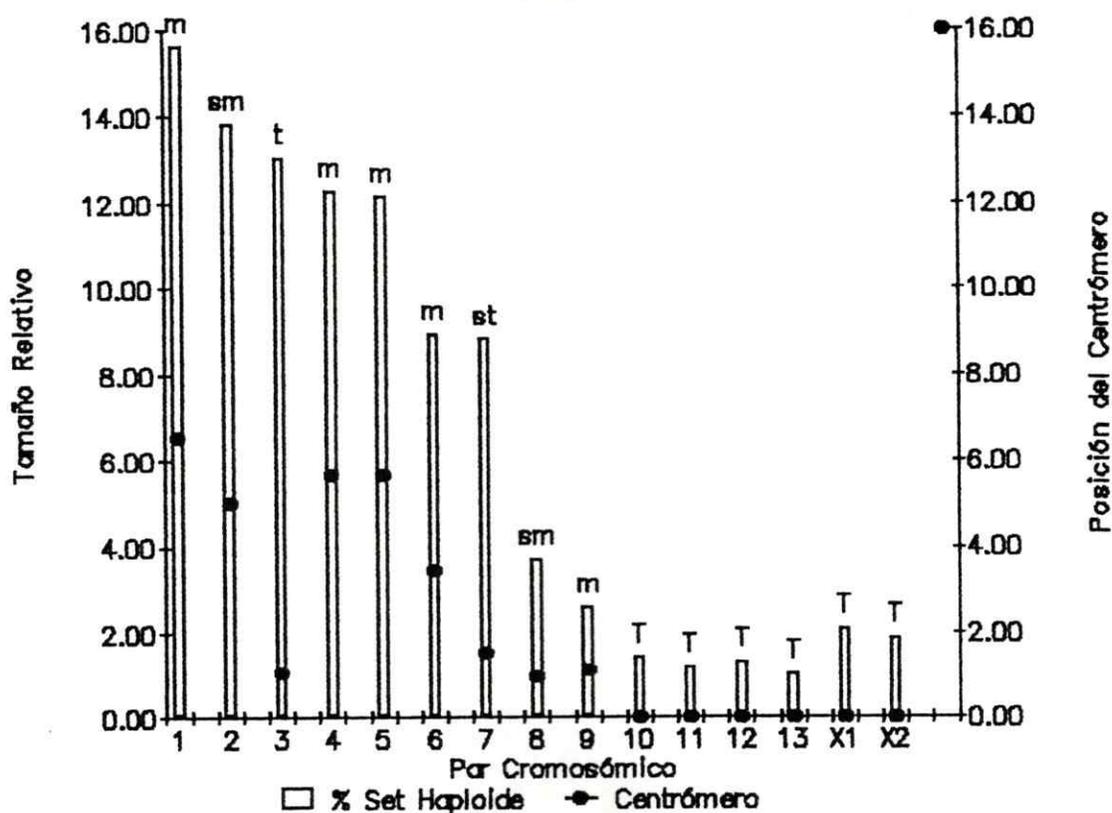


Fig. Nº 27. Idiograma del cariotipo de *Phymaturus* sp.

Phymaturus flagellifer (Maule - Chile)

El cariotipo obtenido se comparece con el descrito por Lamborot y Navarro-Suárez (1984). Fórmula cromosómica: $2n = 36$ (18M+18m) para las hembras y $2n = 35$ (18M+17m) para los machos. Sistema cromosómico de determinación del sexo X_1X_2Y .

El cariotipo de un ejemplar macho y otro hembra se aprecia en las Figs. Nº 34 y 35 (págs. 56). En la Fig. Nº 28 se muestra el idiograma correspondiente al cariotipo de la hembra.

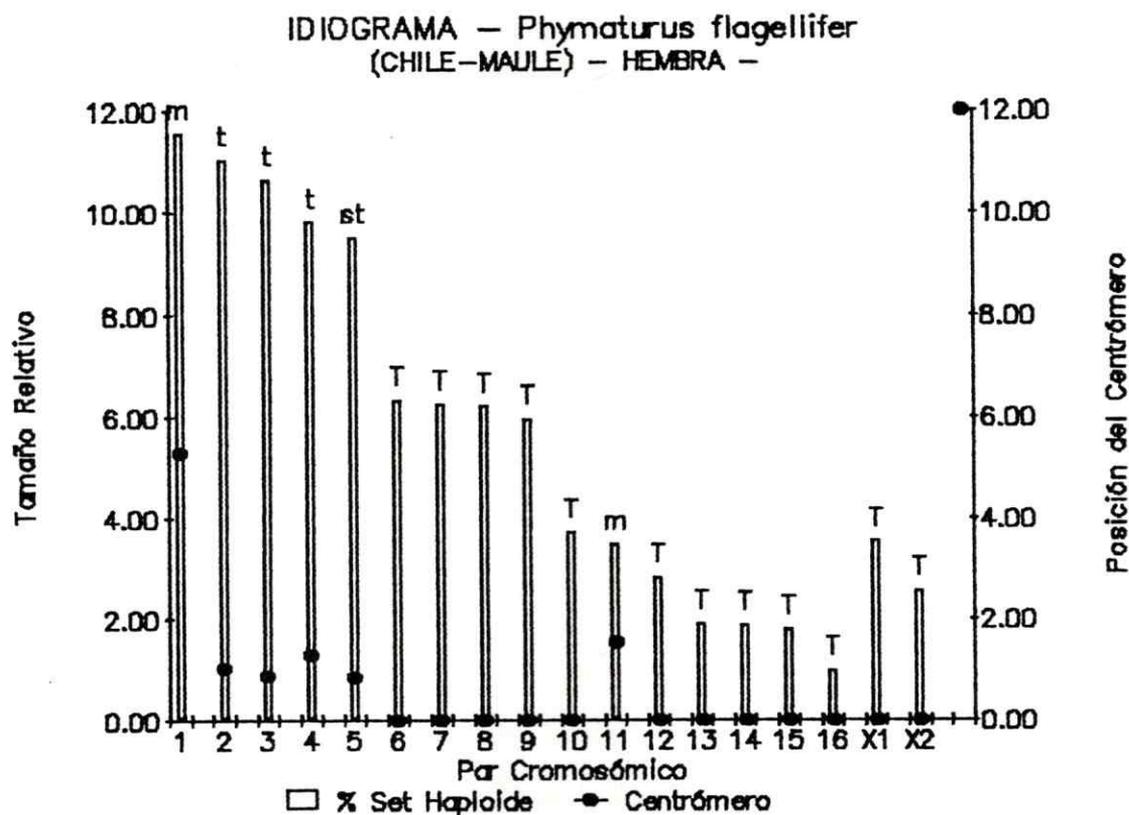


Fig. Nº 28. Idiograma del cariotipo de *Phymaturus flagellifer*.

Phymaturus patagonicus payuniaie

Fórmula cromosómica: $2n = 42$ (24M+18m) para las hembras y $2n = 41$ (24M+17m) para los machos. Se verifica la presencia de un sistema cromosómico de determinación del sexo X_1X_2Y . La Fig. Nº 37-C (pág. 58) muestra una diaquinesis meiótica donde se indica la presencia del cromosoma Y.

El cariotipo de un ejemplar hembra se muestra en la Fig. Nº 36 (pág. 57), y en la Fig. Nº 29 el idiograma correspondiente.

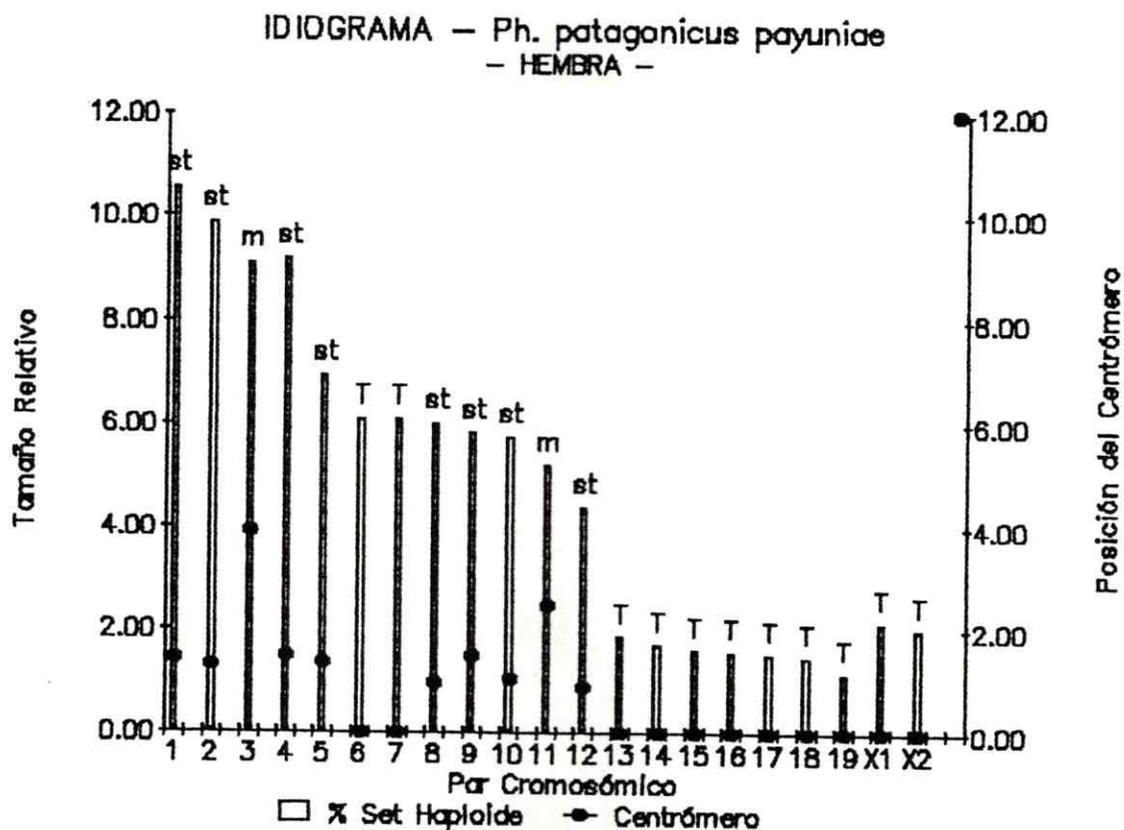


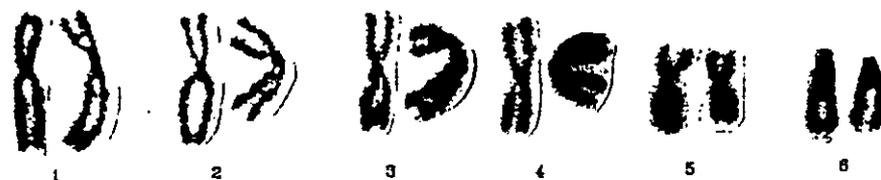
Fig. Nº 29 Idiograma del cariotipo de *Phymaturus patagonicus payuniaie*.

CARIOTIPO

Phymaturus antofagastensis (ARGENTINA - CATAMARCA)

HEMBRA

Macrochromosomas



Microchromosomas

Fig. N° 30. Cariotipo de *Phymaturus antofagastensis*

CARIOTIPO

Phymaturus mallimaccii (ARGENTINA - LA RIOJA)

HEMBRA

Macrochromosomas



Microchromosomas

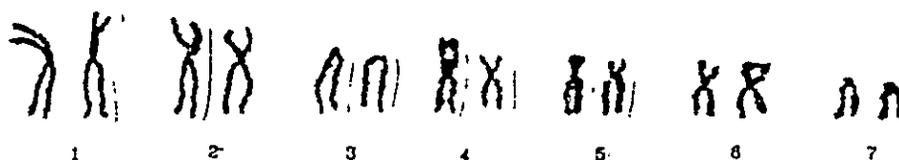
Fig. N° 31. Cariotipo de *Phymaturus mallimaccii*

CARIOTIPO

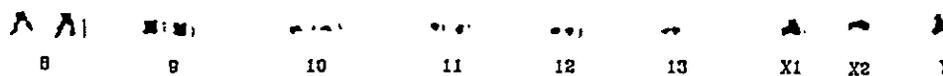
Phymaturus sp. (ARGENTINA - PARAMILLOS)

MACHO

Macrochromosomas:



Microchromosomas

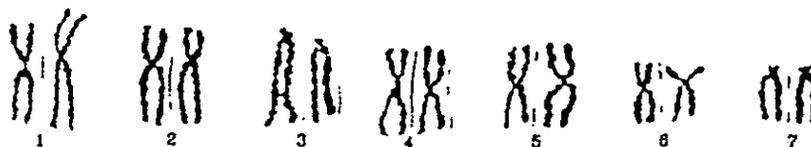
Fig. N° 32. Cariotipo de *Phymaturus sp.* -MACHO-

CARIOTIPO

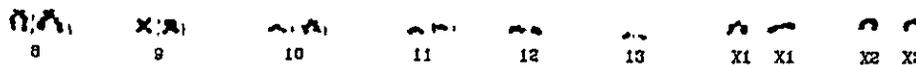
Phymaturus sp. (ARGENTINA - PARAMILLOS)

HEMBRA

Macrochromosomas:



Microchromosomas

Fig. N° 33. Cariotipo de *Phymaturus sp.* -HEMBRA-

CARIOTIPO

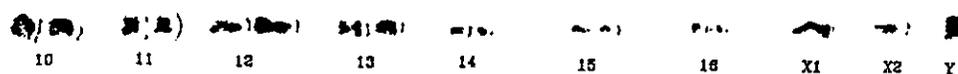
Phymaturus flagellifer (CHILE - MAULE)

MACHO

Macrochromosomas:



Microchromosomas

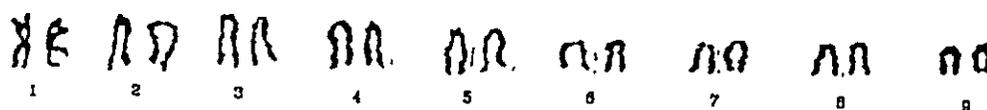
Fig. N° 34. Cariotipo de *Phymaturus flagellifer* -MACHO-

CARIOTIPO

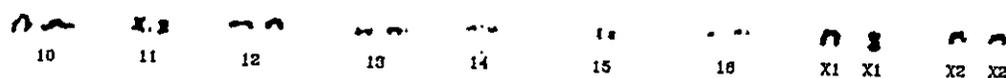
Phymaturus flagellifer (CHILE - MAULE)

HEMBRA

Macrochromosomas:



Microchromosomas

Fig. N° 35. Cariotipo de *Phymaturus flagellifer* -HEMBRA-

CARIOTIPO

Phymaturus patagonicus payuniae (ARGENTINA - PAYUNIA)

HEMBRA

Macrocromosomas



Microcromosomas

Fig. N° 36. Cariotipo de *Phymaturus patagonicus payuniae*

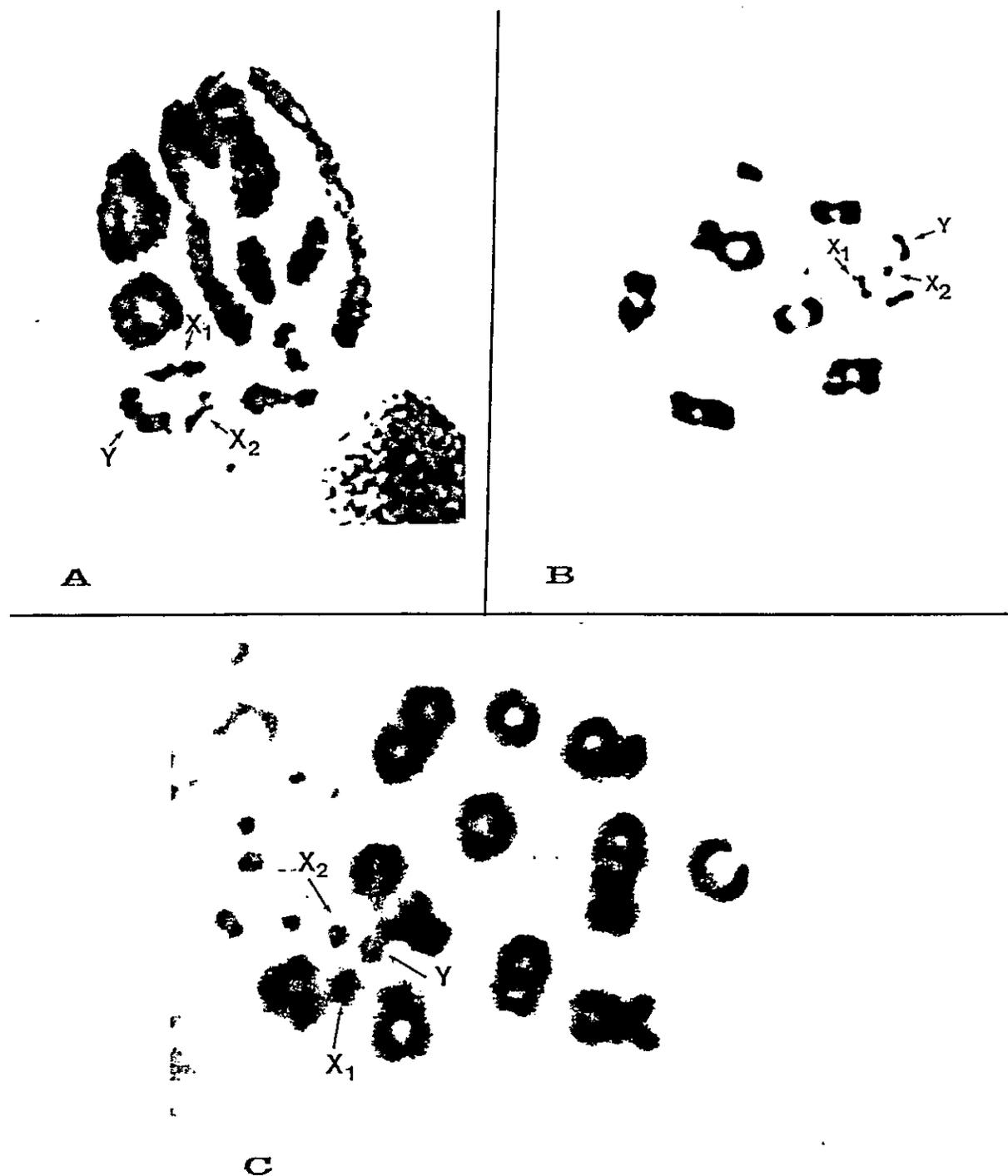


Fig. N° 37. Diakinesis en machos de:
 A- *Phymaturus antofagastensis*
 B- *Phymaturus mallimaccii*
 C- *Phymaturus patagonicus payuniaae*

Con la información obtenida de cada uno de los cariotipos, se construyó la Tabla Nº 12. En ella se resume en forma comparativa la morfología de los macrocromosomas y el tamaño relativo de cada uno de ellos respecto a su set haploide respectivo. La proporción porcentual que representa para cada especie el conjunto de los macrocromosomas (entre 77.4 % y 85.4%), pone en evidencia que la cantidad de cromatina en ellos es similar en todas las especies. La particularidad hallada respecto a la variación numérica de la cantidad de macrocromosomas por especie, permitirá la formulación de hipótesis sobre la secuencia que les dio origen.

TABLA Nº 12

Cuadro comparativo de la morfología de los macrocromosomas para 5 especies de *Phymaturus*

Par cromos.	Pa	Pm	Psp.	Pf	Py
19	m(18.2)	m(16.9)	m (15.6)	m(11.6)	st(10.6)
29	m(16.5)	m(16.2)	sm(13.8)	t(11.1)	st (9.9)
39	m(15.6)	m(14.3)	t (13.1)	t(10.6)	m (9.1)
49	M(13.9)	M(13.7)	m (12.3)	t (9.5)	st (9.1)
59	m (9.7)	m (8.8)	m (12.1)	st(9.8)	st (6.9)
69	T (9.7)	T (8.8)	m (8.9)	T (6.3)	T (6.1)
79	-	-	st (8.8)	T (6.3)	st (6.1)
89	-	-	-	T (6.2)	st (6.0)
99	-	-	-	T (6.0)	m (5.8)
109	-	-	-	-	T (5.7)
119	-	-	-	-	st (5.2)
129	-	-	-	-	st (4.9)
TOTAL	(83.6)	(78.7)	(84.6)	(77.4)	(85.4)

Ref.: Entre paréntesis (%Tamaño relativo al 100 % del set haploide)

TOTAL = Tamaño porcentual de los macrocromosomas respecto al 100 % set haploide.

Con la información cromosómica obtenida se construyó una matriz de básica de datos en la que para cada especie se consideraron los siguientes caracteres: Número diploide ($2n$), cantidad de macrocromosomas metacéntricos y submetacéntricos (MSM), cantidad de cromosomas subtelocéntricos y telocéntricos (TST); y finalmente número de pares de microcromosomas (nm) para las hembras. Los valores se registran en la Tabla Nº 13.

TABLA Nº 13

Matriz básica de datos cromosómicos para un análisis UPGMA

OTU	$2n$	MSM	TST	nm
<i>Ph. antofagastensis</i>	28	10	2	16
<i>Ph. mallimaccii</i>	28	10	2	16
<i>Phymaturus sp.</i>	30	10	4	16
<i>Ph. flagellifer</i>	36	2	16	18
<i>Ph. patagonicus payuniaie</i>	42	4	20	18
<i>P. sp. n.</i>	34?	4	14	16?

La matriz de distancias fenéticas calculadas se muestra en la Tabla Nº 14.

TABLA Nº 14

Matriz de distancias fenéticas para el promedio
de 4 caracteres cromosómicos de 5 especies
de *Phymaturus*

	Pa	Pm	Psp	Pf	Py
Pa	0				
Pm	0	0			
Psp	33.09	33.09	0		
Pf	166.00	166.00	132.90	0	
Py	152.28	152.28	119.18	33.09	0

Con los valores de similitud fenética obtenidos se construyó un fenograma que muestra las relaciones de similitud existente entre las especies las mismas se aprecian en la Fig. Nº 38.

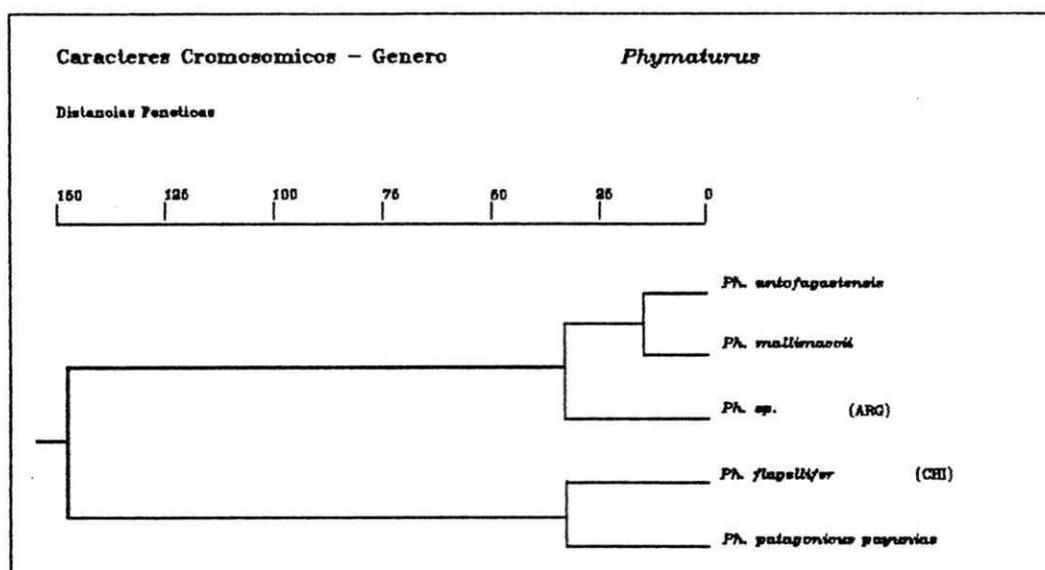


Fig. Nº 38. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres cromosómicos.

CARACTERES BIOQUIMICOS

La intención de utilizar información bioquímica tuvo como objetivo individualizar genéticamente las especies del género, sin embargo, inconvenientes de disponibilidad de material, conservación adecuada de las muestras y logística operativa referente a equipo y herramientas de trabajo, limitaron la obtención de información a 5 sistemas enzimáticos: LDH, MDH, GPD, ES, y PTM, en los que se reconocieron 19 isoenzimas en calidad de caracteres doble estado presencia-ausencia. Con esas isoenzimas se calcularon las distancias fenéticas que relacionan las especies bajo estudio.

De las 19 isoenzimas presentes, sólo 3: MDH_m (forma soluble mitocondrial según Harris y Hopkinson, 1976), PTM_{c1} y PTM_{c2}, migran catódicamente. El resto lo hace anódicamente.

En la Tabla Nº 15 se presenta la matriz básica de datos codificados.

La matriz de distancias fenéticas obtenida aplicando el coeficiente UPGMA se presenta en la Tabla Nº 16, y a continuación la Fig. Nº 39 que muestra el fenograma que grafica la relación de similitud bioquímica hallada en *Phymaturus*.

TABLA Nº 15

Matriz básica de caracteres bioquímicos para un análisis
UPGMA

Isoenzima	Pa	Pm	Psp.	Pf	Py
LDH-1	1	1	2	1	2
LDH-2	1	1	2	2	2
LDH-3	2	2	2	2	2
LDH-4	2	2	2	2	2
MDH-1	2	2	2	1	2
MDH-2	2	2	2	2	2
MDHm	2	2	2	2	2
GPD-1	2	2	1	2	1
GPD-2	1	2	2	1	2
ES-1	2	2	2	1	1
ES-2	1	2	2	2	2
ES-3	1	1	2	2	2
PTM-1	2	2	2	2	2
PTM-2	2	2	2	2	2
PTM-3	2	2	2	2	2
PTM-4	2	2	2	2	2
PTM-5	2	2	2	2	2
PTMc1	1	1	2	1	2
PTMc2	2	2	2	2	2

TABLA Nº 16

Matriz UPGMA de distancias fenéticas para
19 caracteres bioquímicos de 5 especies
de *Phymaturus*

	Pa	Pm	Psp	Pf	Py
Pa	0				
Pm	60.20	0			
Psp	421.44	481.64	0		
Pf	150.51	150.51	451.54	0	
Py	451.54	511.75	90.30	481.64	0

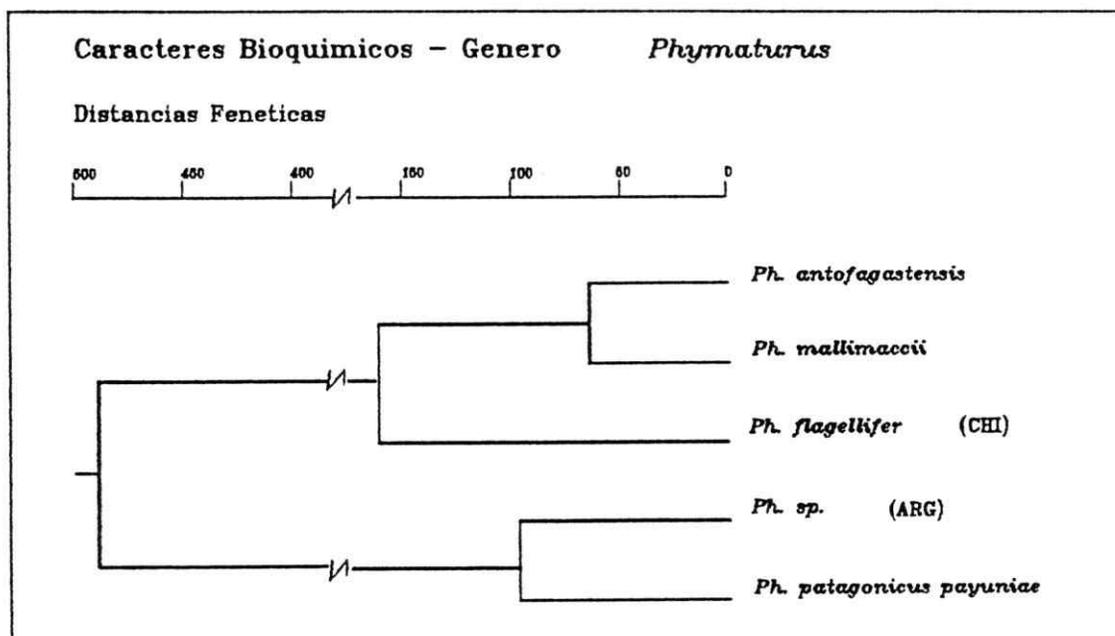


Fig. NO 39. Fenograma. Relaciones de similitud considerando caracteres bioquímicos.

El fenograma obtenido muestra la estrecha similitud existente entre *Phymaturus antofagastensis* - *Ph. mallimaccii* por un lado, y *Ph. sp.* - *Ph. patagonicus payuniaae* por otro.

CARACTERIZACION DEL GENERO

Todas las especies que componen *Phymaturus*, se caracterizan exomorfológicamente por presentar *cola con verticilos de escamas terminadas en mucrones erizados*, pliegues laterales del cuello expandidos, pliegue gular incompleto, y lepidosis dorsal y ventral de escamas redondas y aplanadas.

Existe dimorfismo sexual, los machos tienen poros precloacales evidentes y las hembras no.

El cuerpo está aplastado dorsoventralmente por lo que impresiona como robusto.

El patrón de coloración dorsal es dimórfico en todas las especies (Figs. Nº 2; 4; 5 y 7; págs. 11-13).

Los machos presentan melanismo en cabeza, cuello y manchas en diverso grado y forma sobre fondo verde amarillento en el dorso del cuerpo (Fig. Nº 4, pág. 12).

Las hembras (Figs. Nº 2 y 5, págs. 11 y 12), presentan en el dorso puntos y manchas oscuras en grado diverso sobre un fondo gris-marrón, sin melanización cefálica, se confunden con más facilidad que los machos con el sustrato sobre el que se desplazan (rocas). Interespecíficamente, son más semejantes entre sí que los machos.

Phymaturus patagonicus es un caso aparte. Está compuesto por una serie de subespecies, de las que por razones de disponibilidad de ejemplares vivos se trabajó con *Phymaturus patagonicus payuniae* (Fig. Nº 7; pág. 13); esta subespecie en particular es fuertemente dimórfica respecto al patrón de coloración dorsal. Otras subespecies presentan diverso grado de dimorfismo y en *Phymaturus patagonicus indistinctus* es inexistente (Cei y Castro, 1973).

Todas las especies del género son herbívoras y vivíparas. El número de crías observado por hembra fue máximo de dos. La Fig. Nº 5 (pág. 12), muestra una hembra de *Phymaturus sp.* preñada de la que nacieron en cautiverio dos crías.

Una característica más del género, es la elección de ambientes de roquedales, en ellas moran verdaderas familias con 2-3 machos de los que uno es dominante, 5-7 hembras y algunas crías.

Es frecuente hallar en otoño, al crepúsculo, en lo profundo de una grieta (de 0.5 a 1.5 m de profundidad), más de 15 individuos donde el 30 % son machos, el 50 % hembras y el 20 % restante juveniles (crías recién nacidas y jóvenes de un año).

APORTE A LA TAXONOMIA DEL GENERO

CARACTERES MERISTICOS

Las claves para reconocer las especies de *Phymaturus*, hacen alusión a patrones de coloración dorsal (Cei, 1986).

Cuando se consideran caracteres merísticos, casi con exclusividad el más usado es la cantidad de escamas alrededor del cuerpo (ROCU). (Donoso-Barros, 1964; Peters y Donoso Barros, 1970; Cei, 1986).

Del análisis efectuado emerge que 8 caracteres merísticos (SUCI, COME, DORS, ROCU, EDCC, EAVC, CATE, y LACU), permiten reconocer claramente *Phymaturus patagonicus payuniae* del resto de los *Phymaturus*; 2 caracteres merísticos (TEMP y SUCU), discriminan *Ph. mallimaccii* de los demás *Phymaturus*.

Phymaturus antofagastensis; *Ph. punae*; *Ph. flagellifer* y *Ph. sp.* Se relacionan entre sí dentro de un rango estrecho de similitud fenética (Fig. N° 15, pág. 36) porque los rangos de variación de los caracteres merísticos considerados se superponen.

A modo de resumen, en la Tabla N° 17 se exponen los rangos de variación de los caracteres diagnosticos emergentes del análisis fenético, que permiten

individualizar *Phymaturus patagonicus payuniae* y *Ph. mallimaccii* del resto de los *Phymaturus*.

Tabla Nº 17.

Caracteres Merísticos: Aporte a la Taxonomía de *Phymaturus*

CARACTER	Py	Pm	Resto de <i>Phymaturus</i>
SUCI	6 - 7		9 - 12
COME	4 (6)		5 - 9
DORS	213 - 239		140 - 184
ROCU	219 - 260		169 - 225
EDCC	40 - 61		26 - 50
EAVC	30 - 33		18 - 25
CATE	10 - 12		9 - 10
LACU	52 - 60		38 - 55
SUCU		2 (3)	3 - 4
TEMP		9 (10)	10 - 12

Referencia: El paréntesis "()" indica que rara vez aparece ese valor.

Es oportuno considerar las áreas de poblamiento de las especies estudiadas, representadas por las localidades de colecta de las muestras analizadas; y contrastar con ellas la similitud fenética encontrada.

En la Fig. Nº 40, se aprecia que distancias inferiores a 150 unidades fenéticas, relacionan entre sí a especies que habitan ambientes cordilleranos de altura salvo *Phymaturus sp.*, que además presenta poblaciones extracordilleranas (en la Sierra de Uspallata, Sierra del

Nevado, y Meseta de la Payunia en Mendoza; y Sierra de Colangüil en San Juan).

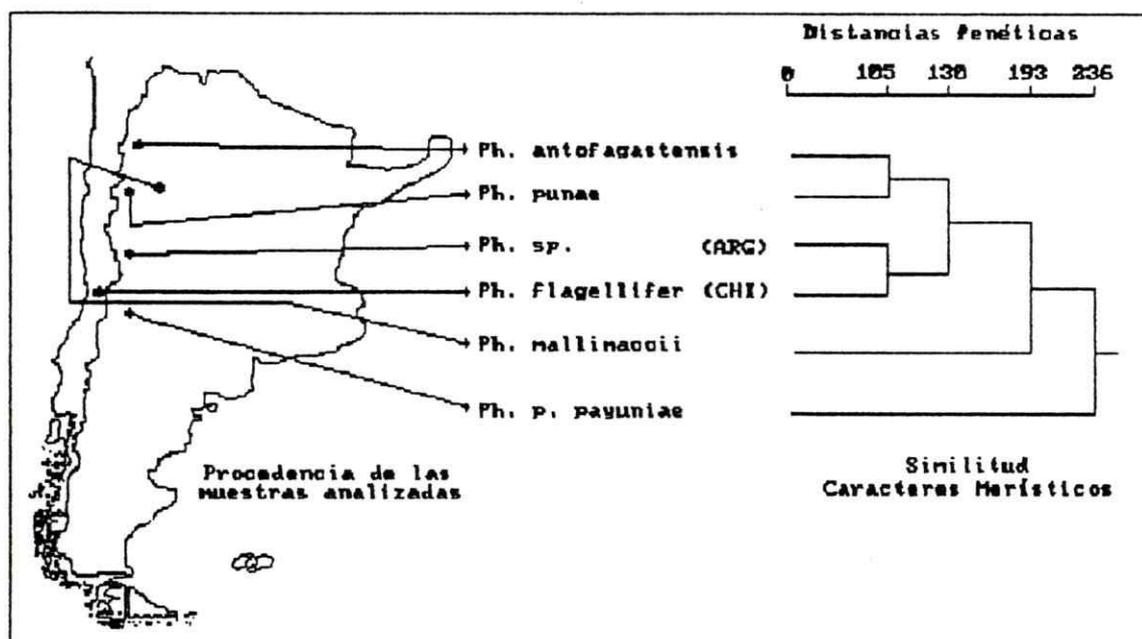


Fig. Nº 40. Procedencia de las muestras analizadas de *Phymaturus* y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres merísticos

Phymaturus mallimaccii es endémica de la Sierra de Famatina y *Ph. patagonicus* es de distribución patagónica. La subespecie *Ph. patagonicus payuniae* (*sensu* Cei y Castro, 1973), tiene por área de poblamiento la meseta volcánica de la Payunia al sur de la provincia de Mendoza.

Llamo la atención respecto al siguiente detalle: por encima de 150 unidades fenéticas considerando caracteres

merísticos, se puede disponer de caracteres con una expresión fenotípica exclusiva de cada taxon: *Phymaturus mallimaccii* a \pm 190 unidades fenéticas, presenta 2 caracteres merísticos con una expresión que le es propia; y a \pm 230 unidades fenéticas *Ph. patagonicus payuniaae* presenta 8 caracteres merísticos diagnósticos.

Si se considera a los caracteres merísticos como única fuente de información, resultan útiles para reconocer dentro del género a *Phymaturus patagonicus payuniaae* y *Ph. mallimaccii*. El resto de los *Phymaturus* superponen sus rangos de variabilidad de manera tal que sólo pueden reconocerse luego de un análisis multivariado o de taxonomía numérica.

CARACTERES MORFOMETRICOS

En la bibliografía pocos son los caracteres morfométricos usados para caracterizar especies de *Phymaturus*. Cuando se los ha usado, hacen referencia al tamaño del cuerpo y a relaciones de tamaño entre: cabeza-cuerpo; cola-cuerpo; extremidades-cuerpo (Donoso-Barros, 1964; Cei y Castro, 1973; Cei, 1986).

Analizar 50 caracteres morfométricos, permitió seleccionar 17 que concentran la mayor explicación de la variabilidad observada para con ellos calcular las

distancias fenéticas que vinculan entre sí las especies del género.

El análisis del fenograma obtenido (Fig. Nº 24 pág. 47) permite reconocer 9 caracteres diagnósticos para separar entre sí y del resto de los *Phymaturus* a: *Ph. flagellifer* y *Ph. patagonicus payuniaie*.

Caracteres morfométricos diagnósticos para *Phymaturus patagonicus payuniaie* son: LCA; LCI; ANC y A15. Separan a *Ph. flagellifer* del resto de los *Phymaturus* (incluido *Ph. patagonicus payuniaie*) los caracteres : LCO; PAM; LAN; PAP y LMU.

Los rangos de variación observados que no se superponen, se presentan en la Tabla Nº 18.

Tabla Nº 18.

Caracteres Morfométricos: Aporte a la Taxonomía de *Phymaturus*

CARACTER	Py	Pf	Resto de <i>Phymaturus</i>
LCA	16.28 - 16.96		16.42 - 23.16
LCI	11.40 - 11.86		11.88 - 16.66
ANC	14.66 - 15.50		16.27 - 22.94
A15	0.75 - 0.93		1.25 - 2.32
LCO		7.22 - 8.18	3.30 - 4.96
PAM		18.94 - 19.06	13.40 - 18.28
LAN		14.58 - 15.80	9.35 - 13.46
PAP		25.20 - 26.86	17.52 - 23.46
LMU		20.60 - 22.72	10.28 - 18.72

El fenograma que se obtuvo guarda algunas diferencias con el obtenido para los caracteres merísticos. Sin embargo se mantiene un grupo formado por: *Phymaturus antofagastensis*; *Ph. punae*; *Ph. mallimaccii* y *Ph. sp.*. La diferencia más notable radica en la posición de *Ph. flagellifer* ahora ubicado asociándose en última instancia al resto de las especies de *Phymaturus*.

Si consideramos las áreas de poblamiento asociadas en un gráfico al fenograma obtenido con las distancias fenéticas calculadas (ver Fig. Nº 41), se aprecia la importancia de la presencia de una barrera geográfica natural como es la Cordillera de los Andes. Puede decirse que los caracteres morfométricos permiten el reconocimiento de dos grupos dentro de *Phymaturus*, uno cis-andino y otro trans-andino.

En este caso, también el valor de la magnitud de la distancia fenética es importante a la hora de hallar caracteres que sean diagnósticos para el reconocimiento de un taxon en particular.

Por debajo de 50 unidades fenéticas se reconocen en similitud: *Phymaturus antofagastensis*; *Ph. sp.*; *Ph. mallimaccii*; *Ph. punae*. Significa que los rangos de variación de todos sus caracteres morfométricos se superponen en alguno de sus extremos. No es posible

discriminar entre ellos considerando sólo esta fuente de información.

Con 100 unidades fenéticas se encuentran 9 caracteres útiles para reconocer *Phymaturus flagellifer* y *Ph. patagonicus payuniae* de los demás *Phymaturus*, según se expuso en la Tabla Nº 18 (pág. 71).

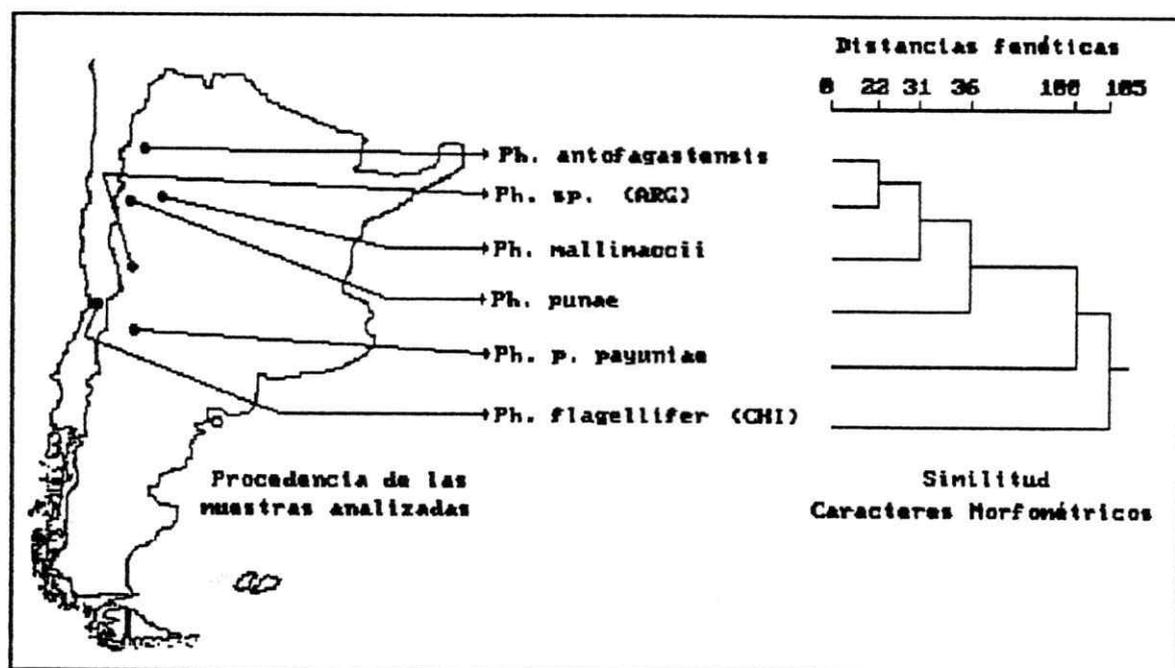


Fig. Nº 41. Procedencia de las muestras analizadas de *Phymaturus* y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres morfométricos.

CARACTERES CROMOSOMICOS Y BIOQUIMICOS

Respecto al nivel de información endomorfológica que se obtiene del cariotipo y de determinadas isoenzimas presentes en cada taxon, hasta la fecha no existe un estudio sistemático aplicado al género.

Caracteres cromosómicos:

Esta fuente de información resultó la de mejor nivel de resolución para en reconocimiento de las especies de *Phymaturus*. Cada especie presenta un cariotipo diferente, salvo *Ph. antofagastensis* y *Ph. mallimaccii* que manifiestan un cariotipo similar. La Tabla Nº 13 (pág. 60) es por demás clara para mostrar las características del cariotipo de cada especie.

De los cariotipos obtenidos, ninguno se ajustó 100 % al descrito para *Phymaturus flagellifer* (Lambrot y Navarro-Suárez, 1984), incluso el montado como representativo de esa especie, difiere en la morfología del cariotipo publicado, donde el par 5 de macrocromosomas es subtelocéntrico y no terminal y respecto al orden de disposición de los microcromosomas, el par 12 metacéntrico se considera 11, porque la suma de ambos brazos del metacéntrico resulta ser levemente superior al largo del brazo del par 12.

El fenograma (ver Fig. Nº 38 pág. 61), se asemeja al obtenido en el análisis de los caracteres morfométricos.

Por debajo de las 50 unidades fenéticas, se mantiene constante la asociación fenética entre *Phymaturus antofagastensis*; *Ph. mallimaccii* y *Ph. sp.*, al igual que el grupo que forman *Ph. patagonicus payuniae* y *Ph. flagellifer*.

Los caracteres diagnósticos para discernir entre los dos grupos son: cantidad de cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos (MSM), y cromosomas telocéntricos y subtelo-céntricos (TST). Ambos caracteres hacen referencia al hecho de la fisión del cariotipo de *Phymaturus flagellifer* y *Ph. patagonicus payuniae* respecto a los otros *Phymaturus*.

La Fig. Nº 42, muestra nuevamente la importancia de la Cordillera de Los Andes. Exomorfológicamente, *Phymaturus flagellifer* es más similar a *Ph. antofagastensis*; *Ph. sp.* y *Ph. mallimaccii*; que a *Ph. patagonicus payuniae*. Sin embargo cromosómicamente son más similares por la circunstancia de la fisión cromosómica.

Si se excluye a *Ph. patagonicus payuniae* del fenograma, queda un grupo cis-andino (*Ph. flagellifer*) y otro trans-andino (los demás *Phymaturus*.)

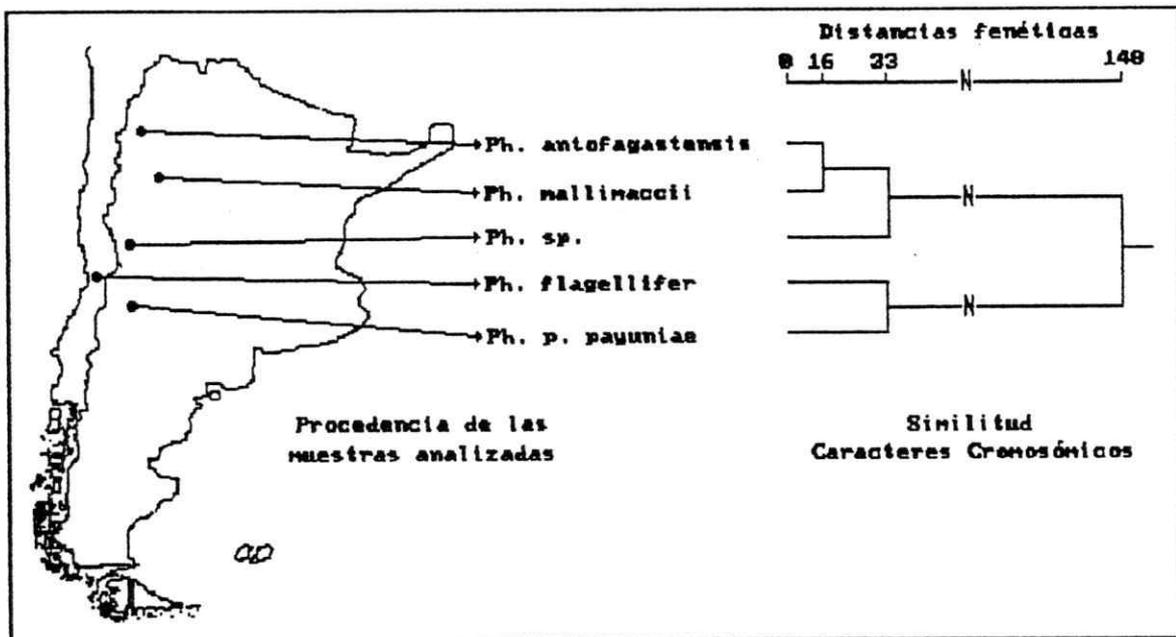


Fig. Nº 42. Procedencia de las muestras analizadas de *Phymaturus* y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres cromosómicos.

Caracteres bioquímicos

El fenograma obtenido (Fig. Nº 39 pág. 64) es el más discordante de los cuatro, no obstante asocia como más similares entre sí a *Phymaturus antofagastensis* y *Ph. mallimaccii*. La circunstancia más llamativa es que *Ph. sp.* se asocia estrechamente con *Ph. patagonicus payuniaie* antes que con los otros *Phymaturus*, como ocurre en los casos ya analizados.

La causa obedece a que *Phymaturus sp.* y *Ph. patagonicus payuniaie* comparten entre sí la expresión de dos isoenzimas: LDH-1 y PTM_{c1}; y en ambas especies no se expresa la GPD-1.

La Fig. Nº 43, muestra la correspondencia entre las áreas de poblamiento y el fenograma obtenido con los datos bioquímicos. Del mismo surge una observación interesante: por debajo de 90 unidades fenéticas se asocian especies que comparten regiones geográficas con ambientes similares, *Phymaturus antofagastensis* y *Ph. mallimaccii* tienen distribución septentrional; y *Ph. sp.* con *Ph. patagonicus payuniaie* poseen distribución austral y son simpátricas (Meseta de la Payunia al sur de Mendoza-Argentina).

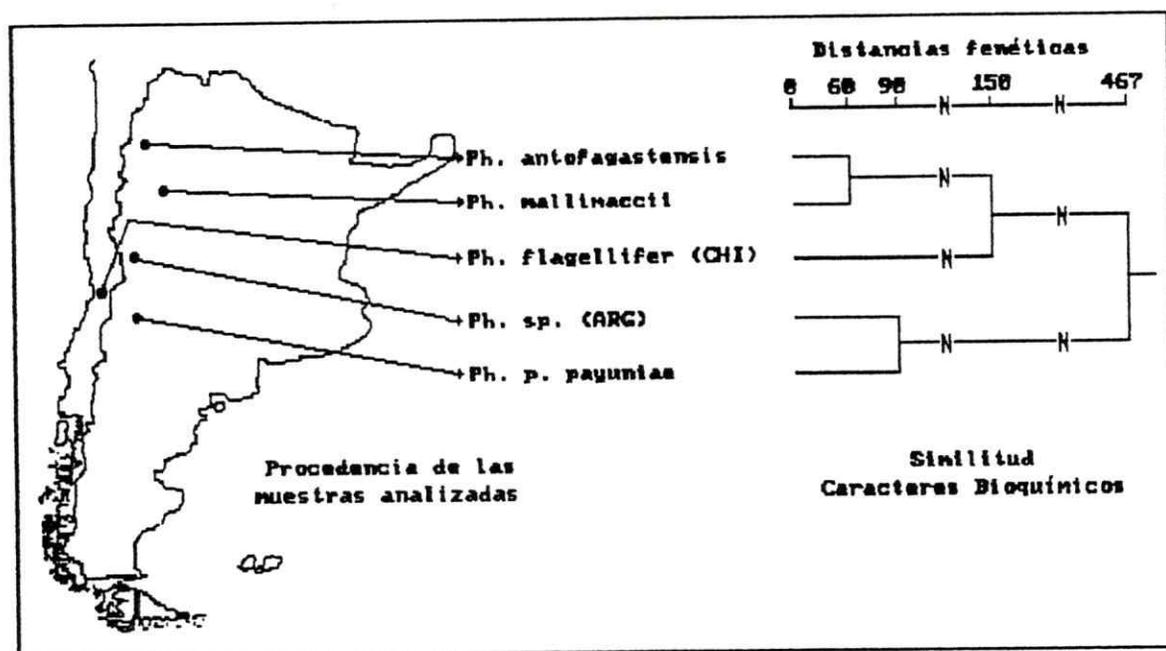


Fig. Nº 43. Procedencia de las muestras analizadas de *Phymaturus* y sus relaciones fenéticas derivadas del estudio de los caracteres bioquímicos.

DISCUSION

PROPUESTA A LA SISTEMATICA DE *Phymaturus*

NOMENCLATURA DEL GENERO

La denominación genérica *Phymaturus* ha sufrido una dinámica particular mencionada ya en la Introducción.

Nomenclatural y taxonómicamente, nos hallamos frente a un género sin especie tipo y mal identificado.

Propongo se considere como especie tipo a *Phymaturus flagellifer* (Bell, 1843) porque el material del que dispuso Gravenhorst (1838) para describir *Phymaturus palluma* provenía de Chile, al igual que los ejemplares que le sirvieron de base para la descripción de *Callopistes maculatus* hoy *Callopistes palluma* (Molina, 1782) (Cei y Lescure, 1985; Lescure y Cei, 1991).

El análisis de los caracteres morfométricos y cromosómicos indica que la única especie de *Phymaturus* con distribución cis-andina es *Phymaturus flagellifer*, ya que individuos con idénticas características aún no se han hallado en la cordillera trans-andina.

Si hacer Sistemática en biología en un sentido extenso es efectuar un ordenamiento, una racionalización, y en cierta medida efectuar una explicación del mundo fenoménico

(Hennig, 1968); luego de los análisis efectuados, es posible proponer en *Phymaturus* un orden que contemple la forma en que se relacionan sus especies respecto a las similitudes fenéticas halladas.

A continuación se abordará la discusión secuencial de los resultados obtenidos.

CARACTERES EXOMORFOLOGICOS

Para el análisis de todos los caracteres se utilizó un criterio de homología operativa donde dos estados son homólogos cuando se corresponden en su composición: similitud cualitativa; y en su estructura: similitud en cuanto a orden de sus partes o estructuras organizadas (Sneath y Sokal, 1973.).

De tiempo en tiempo en la historia de la sistemática, algunos campos de la biología, determinados tipos de datos y ciertos tipos de caracteres, han estado de moda como indicadores para establecer relaciones evolutivas que provean la clave de la filogenia (Moss y Hendrickson, 1973). Con motivo de disponer de una cantidad importante de caracteres que en el futuro permitan dilucidar las relaciones de ancestralidad en *Phymaturus* es que se aplicó un análisis multivariado de componentes principales como un

medio gráfico de selección de caracteres que explican la mayor variabilidad dentro de un conjunto de OTU's.

Según Farris (1971), con los resultados de un análisis numérico, es posible conocer la magnitud de similitud existe entre cada taxon, como instancia preliminar para establecer entre ellos un orden determinado.

Revisten importancia la distribución geográfica de *Phymaturus* y sus hábitos de vida (Donoso-Barros, 1964; Videla, 1982; Cei, 1982, 1986; Cei y Castro, 1973).

La estructura exomorfológica de la cola y el cuerpo aplastado dorso-ventralmente proporciona a las especies de *Phymaturus* una adaptación especial a ambientes rocosos; su dieta eminentemente vegetariana (Videla, 1982), está adaptada a la vegetación patagónica y altoandina. Estas características hacen que el género sea indicador de ambientes caracterizados por la presencia de rocas de naturaleza granítica, sedimentarias y basálticas con vegetación patagónica y altoandina.

CARACTERES MERISTICOS

El resultado del análisis de estos caracteres que se aprecia en el dendrograma de la Fig. N° 15 (pág. 36), muestra una similitud fenética estrecha entre: *Phymaturus*

antofagastensis; *Ph. punae*; *Ph. sp.* y *Ph. flagellifer*. Estas especies conforman un grupo que en adelante denominaré "grupo *flagellifer*", y se reconocen entre sí antes de unirse a *Phymaturus mallimaccii* y luego a *Ph. patagonicus payuniae*.

El hallazgo está en concordancia con que en un principio (Koslowsky, 1898; Donoso-Barros, 1964) sólo se reconocieran dos morfos (subespecies) dentro de un género monotípico.

Hasta ahora no se había considerado el uso de todos los caracteres merísticos empleados (Pereyra *et al.* 1987), aplicados al análisis de todas las especies que actualmente reconocemos.

De los caracteres utilizados, 13 provienen de la cabeza y destaca como región anatómica importante el hocico (CATE, LORE, ELAS, LAIN, COME, RONA, INCA) y los ojos (SUOR, SUCI, SUCU, EESS). Las especies del "grupo *flagellifer*" tienen razgos más robustos que *Phymaturus patagonicus payuniae*.

A medida que el cuerpo se hace más pequeño y esbelto, el número de escamas dorsales aumenta en detrimento del tamaño de las escamas. Esta situación concuerda con la clave de identificación de Donoso-Barros (1964) este autor refiere que *Phymaturus palluma palluma* (grupo "*flagellifer*") presenta escamas dorsales paravertebrales

grandes que disminuyen de tamaño hacia los laterales y que *Ph. palluma patagonicus* (*Ph. patagonicus payuniae*) presenta escamas pequeñas de tamaño uniforme en todo el dorso del cuerpo.

La Fig. Nº 40 (pág. 69), resume con claridad la capacidad de resolución de los caracteres merísticos, con ellos se reconocen tres grupos: 1) *Phymaturus patagonicus payuniae*; 2) *Ph. mallimaccii* y 3) resto del "grupo *flagellifer*".

CARACTERES MORFOMETRICOS

Este nivel de información ha sido inténsamente utilizado por Laurent (1984a, 1984b, 1985a, 1985b, 1986) para el estudio de las relaciones fenéticas de *Liolaemus*.

En *Phymaturus* al igual que en *Liolaemus* (Laurent, 1975b), se puede reconocer un grupo chileno (cis-andino) y otro argentino (trans-andino).

Se puede discriminar entre formas cis-andinas y tras-andinas. La variable ancho de la cabeza tomada en la región temporal del cráneo (ANC) muestra claramente que la especie cis-andina *Phymaturus flagellifer* posee: un cráneo más ancho, más ancha la cabeza en la región ocular (DBS); un hocico más ancho a la altura de las escamas nasales (DNE); extremidades más largas y robustas: más larga la palma de

la mano (PAM); más largo el antebrazo (LAN) y más largo el muslo (LMU), que en las especies trans-andinas del "grupo *flagellifer*" y *Ph. patagonicus payunia*.

El fenograma obtenido (ver Fig. Nº 24, pág. 47), muestra que a pesar de las diferencias de tamaño corporal, polidosis, patrón de coloración dorsal, dimorfismo sexual y relaciones de similitud derivadas del análisis de caracteres merísticos, *Phymaturus patagonicus payunia* se asocia al "grupo *flagellifer*" trans-andino antes que a *Ph. flagellifer* (exclusivamente cis-andino) quien queda postergado al último nodo de asociación.

Los caracteres que explican dicha asociación fenética están relacionados con proporciones de largo y ancho de la cabeza y tamaño de las extremidades

El análisis de las variables morfométricas indica que las formas andinas: "grupo *flagellifer*", tienden a ser más robustas que las especies extraandinas: *Phymaturus mallimaccii* y *Ph. patagonicus payunia*.

Si consideramos la longitud de la cabeza tomada lateralmente (LCA), las mayores dimensiones corresponden a *Phymaturus flagellifer*, luego *Ph. sp.* y *Ph. punae*; y presentan menores dimensiones: *Ph. mallimaccii*, *Ph. antofagastensis* y *Ph. patagonicus payunia*. Este último taxon es el más pequeño de todos los estudiados.

La robustéz de las especies andinas queda caracterizada luego de considerar los valores obtenidos para la variables: largo de la cabeza tomada dorsalmente (LCI), ancho de la primera porción del hocico (AHO), ancho del cuello (ACU) y ancho de las escamas del 15° verticilo de la cola (A15). El detalle de las variables mencionadas se encuentra en el Anexo II.

Los caracteres morfométricos permiten el reconocimiento de tres grupos: 1) *Phymaturus patagonicus payuniae*; 2) *Ph. flagellifer* y 3) resto del "grupo *flagellifer*".

Cualquier ordenamiento fenético hecho con estos caracteres tiene una validéz relativa, debido a la superposición de los rangos de variación de los mismos.

De todas manera constituyen una evidencia respecto a la importancia de una barrera de aislamiento geográfico como es la Cordillera de Los Andes. La presencia de semejante barrera, trae a colación considerar factores climáticos que operan sobre la expresión del exofenotipo de las diferentes poblaciones a uno y otro lado de la cordillera (ver Fig. Nº 41, pág. 73).

CARACTERES ENDOMORFOLOGICOS

CARACTERES CROMOSOMICOS

Los géneros de reptiles escamados con bajo número de especies reconocidas, tienden a ser conservadores en su número cromosómico diploide (Paull *et al.*, 1976).

Se entiende "*especies reconocidas*" dentro de una definición operativa de especie: las especies constituyen grupos fenéticamente similares que tienen la capacidad de entrecruzarse y poseen características ecológicas similares.

En esa definición el aislamiento reproductivo juega un papel preponderante en la evolución de las poblaciones, pero no es el único criterio considerado, sobre todo cuando entre diferentes poblaciones existen hibridaciones. Tampoco se da preponderancia al criterio fenético, porque es limitado para describir complejas interrelaciones que existen entre grupos de poblaciones similares. Por lo tanto se caracteriza a la especie aplicando parámetros reproductivos, fenéticos y ecológicos.

En *Phymaturus* fue posible reconocer 6 especies usando caracteres exomorfológicos, pero no es posible inferir con ellos relaciones ancestro-descendiente. La información cromosómica aporta indicios a ese respecto, porque se puede

reconstruir la secuencia de eventos que han mediado para dar origen a un cariotipo determinado.

Phymaturus no aparece conservador respecto al cariotipo de las especies que lo constituyen. Prácticamente cada especie cuenta con un cariotipo diferente, salvo *Ph. antofagastensis* y *Ph. mallimaccii* que presentan un cariotipo similar $2n = 27 (12M+15n) / 28 (12M+16m)$, machos y hembras respectivamente. El resto de los *Phymaturus* presentan un número diploide creciente de norte a sur y de este a oeste, que puede explicarse mediante la ocurrencia de mutaciones cromosómicas robertsonianas del tipo fisión céntrica e inversiones pericéntricas.

En el fenograma de la Fig. N° 38 (pág. 61), se puede reconocer dentro del "grupo *flagellifer*": una especie cisandina (chilena) *Phymaturus flagellifer* y otras transandinas (argentinas): *Ph. antofagastensis*, *Ph. mallimaccii* y *Ph. sp.*.

Phymaturus patagonicus payuniaae muestra mayor similitud con *Ph. flagellifer* porque ambas especies presentan un cariotipo fisionado.

La información cromosómica permite reconocer al género como un grupo natural integrado por especies vinculadas genealógicamente entre sí a través de la reconstrucción de los procesos que han dado origen a los cariotipos que poseen.



Si suponemos que el cariotipo ancestral para todas las especies de Iguanidae (previo a Frost y Etheridge, 1989) es $2n = 36$ (12M+24m) y los 12 macrocromosomas son meta o submetacéntricos como en *Cyclura*, *Sauromalus* o *Ctenosaura* (Gorman, 1973), *Phymaturus* se aparta bastante de esa morfología.

Una explicación probable del mecanismo que dió origen a los cariotipos hallados considerando sólo la morfología observada para los macrocromosomas, permite postular que a partir del número ancestral propuesto surgen dos vías de cambios: una a través de fisiones cromosómicas y otra a través de inversiones pericéntricas.

Para el caso de *Phymaturus patagonicus payuniaie*, a su ancestro inmediato debieron afectarle fenómenos de fisión en todos los macrocromosomas, luego, inversiones pericéntricas dieron origen a todos los pares subtelocéntricos (1-2, 4-5, 8-10 y 12) y metacéntricos (3 y 11).

Por otra parte, también mediante mecanismos de fisión céntrica, pudo surgir el ancestro inmediato a *Phymaturus sp.* y *Ph. flagellifer*. En una primera instancia la fisión del par 2 submetacéntrico, ancestral pudo dar origen al par 3 y 7 de *Ph. sp.* el que luego de una inversión pericéntrica se convierte en subtelocéntrico. En el caso de *Ph. flagellifer* la fisión fue aún mayor, afectando a todos los

pares de macrocromosomas menos, quizás, al par 3 ancestral, que permanecería metacéntrico constituyéndose en el par 1 del cariotipo obtenido.

La segunda vía, de inversiones pericéntricas, pudo dar origen al ancestro común de *Ph. antofagastensis* y *Ph. mallimaccii*, mediante la inversión pericéntrica del par 6 ancestral, conformando el único par telocéntrico en ambas especies

Si se ajusta al mapa de áreas de poblamiento geográfico el dendrograma de distancias fenéticas (ver Fig. N° 42, pág. 76), resulta evidente que ha mediado una especiación de tipo alopátrida luego de la aparición de poderosas barreras geográficas que aíslan las poblaciones actuales de las distintas especies estudiadas.

Se propone considerar que, luego de la dinámica orogenética del macizo andino y las fluctuaciones que a causa de las distintas glaciaciones pleistocénicas afectaron el nivel de vegetación de altura; especies herbívoras como los *Phymaturus* pueden haber constituido una población con amplia distribución geográfica donde se produjeron fenómenos de especiación estasisipátrida del tipo que afectó a los ortópteros eumastácidos morabinos ("saltamontes" *Vandiemennella*) (White *et al.*, 1967; White, 1968).

Pequeños *demes*, que al encontrarse en la periferia del área de distribución de la población ancestral quedaron aislados al retraerse la población por cambios ambientales desfavorables pueden haber actuado como gérmenes de un "efecto fundador" que a la postre dió origen a una especie distinta.

Desde el Oligoceno a la fecha han pasado más o menos 40 millones de años, durante el transcurso de los cuales han sucedido muchos cambios de relieve y clima. Esa dinámica, puede haber provisto reiteradas veces condiciones de aislamientos poblacionales en calidad de "efectos fundadores". Los descendientes de esos grupos conformarían las especies que hoy reconocemos.

Los caracteres endomorfológicos, al responder a otros factores de selección, diferentes a los producidos por la acción del ambiente externo, permiten visualizar relaciones de similitud distintas a las proporcionadas por la información exomorfológica, aún así, dentro del "grupo *flagellifer*" se reconocen antes las especies distribuidas al este de la Cordillera de Los Andes (Argentina), y luego se unen al núcleo donde se encuentra *Phymaturus flagellifer* al oeste de la Cordillera (Chile).

Persiste la consistencia respecto a la similitud estrecha que hay entre las especies del "grupo *flagellifer*" argentino respecto a *Phymaturus patagonicus payunia*.

Phymaturus patagonicus payuniae se une antes a *Ph. flagellifer* por la fisión que presentan a nivel de los macrocromosomas. De considerarse los microcromosomas, el grupo "*flagellifer*" sería más compacto ya que una novedad más surge de la observación del cariotipo de *Ph. p. payuniae*: el 2° par de microcromosomas, consistentemente metacéntrico para las especies del "grupo *flagellifer*", en *Ph. p. payuniae* es telocéntrico, probablemente debido a una inversión pericéntrica.

CARACTERES BIOQUIMICOS

El núcleo de similitud conformado por *Phymaturus antofagastensis* y *Ph. mallimaccii* no ofrece inconvenientes interpretativos porque corresponde con los fenogramas obtenidos para el nivel de información exomorfológico y con el obtenido para el caso de analizar los caracteres cromosómicos: la especie más septentrional, *Ph. antofagastensis*, siempre se identifica primero con *Ph. mallimaccii* antes que con la especie más austral *Ph. patagonicus payuniae*.

Explicar porqué *Phymaturus sp.* se une antes a *Ph. patagonicus payuniae* que al resto de las especies del "grupo *flagellifer*" es conflictivo. En todos los niveles de información considerados anteriormente: caracteres

merísticos, morfométricos y cromosómicos, se reconocen entre sí recién en el último nodo de asociación.

La única característica que poseen en común es que son simpátridas en una formación extrandina (Meseta de la Payunia al sur de Mendoza), como se aprecia en la Fig. Nº 43 (pág. 78), que vincula las localidades de extracción de muestras de las especies estudiadas con la asociación fenética encontrada con los caracteres bioquímicos.

Los ejemplares de *Phymaturus sp.* utilizados en el análisis bioquímico procedían de diversas poblaciones a lo largo de toda su amplia distribución (Ver Fig. Nº 1, pág. 10 y Anexo I). Se obtuvieron los resultados más claros con los ejemplares procedentes de la precordillera mendocina (Paramillos-Uspallata) y de la Meseta volcánica de la Payunia (Malargüe-Mendoza).

La variabilidad bioquímica es alta y a nivel intraespecífico resultados prelimiáres (Pereyra, 1987, datos no publicados), indican que *Phymaturus sp.* presenta un porcentaje de loci polimórficos promedio de 17.42 %. Las poblaciones de la Payunia presentan los valores más elevados de loci polimórficos y heterocigocidad poblacional promedio. Esta información de acuerdo a Soulé (1980), se ajusta a un tamaño eficaz de población $N = 10^5 - 10^6$ correspondiente a lagartos con formas relativamente sedentarias

Los resultados obtenidos mediante el análisis electroforético, revisten un carácter preliminar y han servido para los propósitos básicos de:

- a) confirmar un nodo fenético septentrional con asociaciones sucesivas entre especies siguiendo una progresión latitudinal: Norte - Sur.;
- b) confirmar a su vez, un tamaño efectivo de población reducido, necesario para que se produzca la dinámica cromosómica expuesta y coincidente con las numerosas observaciones efectuadas en terreno, donde se aprecia que *Phymaturus* presenta un estructura poblacional formando "clanes familiares" con machos dominantes y haren de hembras. Pueblan laderas específicas de las montañas, constituyendo poblaciones con una endogamia potencial elevada, características propicitorias de "eventos fundadores".

PROPUESTA DE UN MODELO DISTRIBUCIONAL

Consideremos ahora los cuatro niveles de información en conjunto, tengamos presente las figuras que relacionan la distribución geográfica de las especies estudiadas y los arreglos fenéticos obtenidos.

Cada fenograma por separado y todos en conjunto se ajustan a un patrón distribucional que está estrechamente ligado a los fenómenos diastróficos de la corteza terrestre en la región austral del cono sur americano, la dinámica climática acompañante de los mismos y la distribución de la vegetación.

El registro paleontológico para *Phymaturus* es inexistente, pero hay evidencias de la presencia de iguánidos, sobre todo en la Patagonia, donde, luego de retirarse el mar "Patagoniense", los sedimentos predominantemente tobáceos que representan la Edad Santa Crucense (Mioceno Temprano) en la Provincia de Santa Cruz, se depositaron en las llanuras emergentes (Pascual y Odreman Rivas, 1971), los restos de reptiles de esa antigüedad son muy escasos. En La Cueva (Marshall, 1976) se hallaron los iguánidos *Erichosaurus bombimaxila*; *E. diminutus* y *E. debilis*. Estas especies probablemente relacionadas con *Liolaemus*, son los iguánidos fósiles más australes del mundo (Gasparini, et al. 1986). En otra

localidad de Santa Cruz (Monte León, Depto. Corpen Aike) se hallaron los teidos *Dibolosodon typicus*, *Diasemosaurus occidentalis* y una nueva especie de *Tupinambis* (Donadio, 1984). Los teidos del Mioceno indicarían zonas de sabana o parque subtropical con clima subtropical a templado, húmedo o subhúmedo.

Los iguánidos más antiguos del Cenozoico argentino han sido hallados en rocas colhuehuapenses en Chubut (Donadio, 1983), también en Brasil (Estes y Price, 1973), Bolivia (De Muizon *et al.*, 1983) y así siguiendo una franca dirección sur-norte.

Bonaparte (1984), estima que la familia Iguanidae habría dispersado desde América del Sur hacia América del Norte probablemente en el Terciario tardío participando del flujo de vertebrados continentales acontecido entre ambas Américas durante el Campaniano-Maestrichtiano.

Las especies del género *Phymaturus* tienen hábitos saxícolas, viven bajo grandes rocas, o entre grietas de rocas meteorizadas, son herbívoras dependientes de una flora esteparia (patagonia actual, formaciones altoandinas y prepuneñas), que se mantiene en un gradiente sur-norte (a menores latitudes habitan a mayores alturas).

De migrar poblaciones hacia el norte, no llegarían más allá del Trópico de Capricornio. La prueba está en la presencia de un *Liolaemus* en la puna del noroeste argentino

(Jujuy y Salta - Argentina), donde en fascies ambientales "propias de *Phymaturus*", no se han hallado *Phymaturus*. El mencionado *Liolaemus* posee un cuerpo robusto, escamas corporales grandes y es aplastado dorsoventalmente. Además vive entre grietas de roquedales, sin embargo es omnívoro-carnívoro (insectívoro).

En el Pleistoceno tardío, al sur de San Rafael (Mendoza) se encontraron restos del iguánido *Leiosaurus belli* (Van Denvender, 1977), especie actualmente distribuida desde Mendoza hasta Santa Cruz (Peters y Donoso-Barros, 1970; Cei, 1986) habita en el llano, altitudinalmente su distribución no sobrepasa los 2000 msnm. Si estaba presente esta especie, puede haber estado también *Phymaturus*, ascendiendo y descendiendo laderas de montañas siguiendo el ritmo de los glaciares pleistocénicos cordilleranos.

El ajuste a condiciones de tan extrema dureza demandaron respuestas adaptativas de los distintos *demes* poblacionales, y son justamente las poblaciones más septentrionales las que han sufrido menos cambios dramáticos de clima vegetación y volcanismo, sobre todo *Phymaturus mallimaccii* que se distribuye en la Sierra de Famatina, el macizo extrandino más elevado y más antiguo que existe en el cono sur (Cei, 1982). Poblaciones ancestrales en el sur han sufrido cambios ambientales

dramáticos que extinguieron las más de ellas (Cei, 1975), fundado en dicha circunstancia se propone considerar un repoblamiento norte-sur.

La información aportada por los caracteres merísticos y cromosómicos (Figs. Nº 40 y 41, págs. 69 y '73), apoyan la propuesta de una segregación poblacional norte-sur.

Las especies, en correspondencia a los cambios ambientales que aislaron las poblaciones, muestran fisión de cariotipos y modificación de la ploidosis y de las proporciones corpóreas. De esta manera, en un primer momento pueden haber divergido los ancestros de *Phymaturus patagonicus payuniae* y el "grupo *flagellifer*", posteriormente, y una vez que se consolidó la orogénesis andina, *Phymaturus flagellifer* quedó definitivamente aislado del "grupo *flagellifer*" trans-andino. Las inversiones pericéntricas posteriores pueden haber mantenido sistemas coadaptados de genes (Carson, 1975; Brncic, 1985) que mantienen el "patrón *Phymaturus*": *cola con verticilos de escamas terminadas en mucrones erizados, expandidos pliegues laterales del cuello, pliegue gular incompleto, y lepidosis dorsal y ventral de escamas redondas y aplanadas, viviparidad y herbivoría; y su adaptación al medio que habita.*

CONCLUSIONES

- El análisis de caracteres exo y endomorfológicos permite reconocer en conjunto y separadamente 6 especies en *Phymaturus*: *Ph. antofagastensis*; *Ph. mallimaccii*; *Ph. punae*; *Ph. sp.*; *Ph. flagellifer* y *Ph. patagonicus* (representado por *Phymaturus patagonicus payuniaie*).
- El análisis exomorfológico permite descubrir tendencias de variación Norte-Sur y Este-Oeste de caracteres merísticos y morfométricos, que afectan principalmente el largo y ancho de la cabeza y la longitud y robustez de las extremidades (mano, antebrazo y muslo). Los machos presentan una variación marcada en: cantidad de escamas; tamaño de la cabeza, extremidades y cola. Las hembras en tanto, presentan un alto grado de uniformidad. Bajo la óptica de los caracteres exomorfológicos el dimorfismo sexual en *Phymaturus* es marcado.
- Existe un gradiente de variabilidad cromosómica Norte-Sur en el "grupo *flagellifer*" trans-andino, y Este-Oeste respecto al representante cis-andino: *Phymaturus flagellifer*; referido al aumento del número cromosómico diploide (2n), por mutaciones robertsonianas del tipo fisiones de centrómero e inversiones pericéntricas.

- Los cariotipos caracterizan diferentes poblaciones de *Phymaturus*, y junto con la información bioquímica y exomorfológica es posible establecer relaciones de ancestralidad entre las especies reconocidas. Se propone la existencia de un ancestro común primitivo que vincule *Ph. antofagastensis* con *Ph. mallimaccii* y *Ph. patagonicus*, la asociación referida es consistente en todos los fenogramas obtenidos. El resto de las especies del "grupo *flagellifer*" derivarían de ancestros cercanos al núcleo *antofagastensis-mallimaccii*.

- Las relaciones fenéticas halladas, sumadas a la distribución disyunta de las poblaciones de *Phymaturus*, y a la información geológica y paleontológica disponible; permite plantear un modelo distribucional donde el "patrón *Phymaturus*" emergente está en correspondencia con las características de hábitat que ocupan las especies actuales.

BIBLIOGRAFIA

- BELL, T. (1843). Reptiles. In: DARWIN (ed.), The Zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836. London, Smith, Elder et Co., 5:51 p. (En: CEI, J.M.; LESCURE, J. (1985). Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et validation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia-Sauria). Bull. Mus.natn. Hist. nat., Paris 4^e sér., 7, section A (2):451-459.)
- BONAPARTE, J. (1984). El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. Mem. III Congr. Latinoam.Paleont., Mexico : 438-450.
- BOGART, J.P. (1973). Method for obtaining chromosomes. Caldasia. Vol. XI. N 52.
- BUNGE, M. (1969). La investigación científica. Ed. Ariel, Barcelona. 955 pp.
- BRNCIC, D. (1985). Polimorfismo cromosómico, coadaptación genética y especiación en el género *Drosophila*. En: El núcleo los cromosomas y la evolución. Unesco 1985:41-61.
- CARSON, H.L. (1975). The genetics of speciation at the diploid level. The Am Nat. 109(965):83-92.
- CEI, J.M. (1975). La Payunia e il paesaggio vulcanico dell'Occidente Argentino. L'Universo. Anno LV (6):1121-1146.
- (1980). New Endemic Iguanid Lizards from the Famatina Mountains of Western Argentina. J. of Herpetology 14(1) :57-64.
- (1982). Aspetti geo-biogeografici inediti della Sierra di Famatina, il piu elevato massiccio d'America del Sud dopo le cordigliere andine (Argentina centro-occidentale). L'Universo Anno LXII(4):643-672.
- (1986). Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Mus. Reg. Hist. Nat., Torino. Monografie IV. 527 pp.

- CEI, J.M.; ROIG, V. (1973). Fauna y ecosistemas del oeste árido argentino. I. Reptiles de la provincia de Mendoza. *Deserta* 4:69-91.
- ; CASTRO, L.P. (1973). Taxonomic and Serological Researches on the *Phymaturus patagonicus* Complex. *J. of Herpetology* 7(3):237-247
- ; ETHERIDGE, R.; VIDELA, F. (1983). Especies nuevas de iguánidos del noroeste de la provincia de San Juan (Reserva provincial San Guillermo), Argentina. *Deserta* 7:316-323).
- ; LESCURE, J. (1985). Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et révalidation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia, Sauria). *Bull. Mus.natn. Hist. nat., Paris 4^e sér., 7, sect. A.(2):451-459.*
- CLIFFORD, H.T. y STEPHENSON, W. (1975). An introduction to numerical classification. Acad. Press, NY. 229 pp.
- CRISCI, J.V.; LOPEZ ARMENGOL, M.F. (1983). Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaria Gral. de la OEA Serie Biología Monografía N° 26, 132p.
- DAUDIN, F.M. (1802). *Historie naturelle des Reptiles*. Paris, Dufart, 3:452 p. (CEI, J.M.; LESCURE, J. (1985). Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et validation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia-Sauria). *Bull. Mus.natn. Hist. nat., Paris 4^e sér., 7, section A (2):451-459.*).
- DE MUIZON, C.; GAYET, M.; LAVENU, A., MARSHALL, L.; SIGE, B.; VILLAROEL, C. (1983). Late Cretaceous vertebrate, including mammals from Tiupampa, Sothcentral Bolivia. *Géobios*, 16(6):747-753.
- DONADIO, O. (1983). Los lacertilios del Colhuehaupense de la provincia del Chubut, Argentina. *Cir. Inform. Asoc. Paleont. Argent.*, 11:5-6.
- (1984). Teidos del Mioceno temprano (Squamata-Sauria) de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Cir. Inform. Asoc. Paleont. Argent.*, 13:2-3.
- DONOSO-BARROS, R. (1964). Reptiles de Chile. Ed. de la Univ. de Chile, Stgo.458+cxvi pp.

- ESTES, R.; PRICE, L.I. (1973). Iguanid lizard from the upper Cretaceous of Brazil. *Science*, 180:748-751.
- FARRIS, J.S. (1971) The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2:277-302
- FROST, D.R.; ETHERIDGE, R. (1989) A phylogenetics and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia-Squamata)..
- GASPARINI, Z.; FUENTE de la, M.; DONADIO, O. (1986). Los reptiles cenozoicos de la Argentina: Implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mza.*: 119-129.
- GMELIN, J.F. (1788). *Systema naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 13 e. edit. Lipsiae, 1(pars I, II, III):1516 p. (En: CEI, J.M.; LESCURE, J. (1985). Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et validation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia-Sauria). *Bull. Mus.natn. Hist. nat.*, Paris 4^e sér., 7, section A (2):451-459.)
- GORMAN, G.C. (1973). The chromosomes of the Reptilia, a cytotoxic interpretation. En: *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. A.B. Chiarelli & Capanna Ed., Acad. Press, London-New York: 349-424.
- GRAVENHORST, J.L.C. (1838). Beiträge zur genauern Kenntnis einiger EidechsenGattungen. *Nov. Acta Acad. Leop. Carol.* 18(2):712-784. (En: CEI, J.M. 1986.)
- HALLOY, Ch.P.J. (1980). Programa para la elaboración de fenogramas para el estudio taxonómico de especies biológicas. Inéd., 11 p.
- HAFEZ, R. (1981). Etudes sur la cytogenetique et l'évolution genetique chez quelques cyprinides de la Region Midi-Pyrenees. Tesis presentada para optar al grado de Doctor de Estado a L'Institut National Polytechnique de Toulouse, 362 p.
- HARRY, H.; HOPKINSON, D.A. (1976). Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. Ed. North-Holland Publ. Comp.

- W. (1966). Elementos de una sistemática y filogenética. Manual de EUDEBA/Biología, Bs. As. 353 p.
- KOSLOWSKY, J. (1898). Enumeración sistemática y distribución geográfica de los Reptiles argentinos. Revista del Mus. La Plata, 8:161-200.
- LAMBOROT, M.; NAVARRO-SUAREZ, M. (1984). Karyotypes and sex determination in *Phymaturus palluma* Molina (Iguanidae). Herpetologica 40(3):258-264
- LAURENT, R.F. (1984a). Fenogramas de algunas especies representativas del género *Liolaemus* y géneros vecinos (Iguanidae-Reptilia). Acta Zool. Lilloana, 38(1):5-17.
- (1984b). On some iguanid genera related to or previously confused with *Liolaemus* Wiegmann. J. of Herpetol., 18(4):357-373.
- (1985a) Description de *Liolaemus hacahuasicus* spec. nov. (Iguanidae, Reptilia) des cumbres Calchaquies, Province de Tucumán, Argentine. Spixiana, 8(3):241-249.
- (1985b) Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). Cuadernos de Herpetología. AHA, 1(6):1-37.
- (1986). Descripciones de nuevos Iguanidae del género *Liolaemus*. Acta Zool. Lilloana, 38(2):87-105.
- LESCURE, J.; CEI, J.M. (1991). L'espèce type du genre *Phymaturus* Gravenhorst, 1838 (Reptilia, Sauria). Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino, 9(1):173-175.
- LEVAN, A.; FREDGA, K. and SANDBERG, A.A. (1964). Nomenclature of centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52:201-220.
- MARSHALL, L. (1976). Fossil localities for Santacruzian (Early Miocene) mammals, Santa Cruz province, southern Patagonia, Argentina. J. Paleont., 50(6):1129-1142.
- MAYR, E. (1968). Especies animales y evolución. Ed. Ariel, Barcelona. 808 p.

- MEYER, F. (1795). Synopsis Reptilium novam ipsorum sistens generum methodum. Göttingen. 32p. (En: CEI, J.M.; LESCURE, J. (1985). Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et validation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia-Sauria). Bull. Mus.natn. Hist. nat., Paris 4^e sér., 7, section A (2):451-459).
- MOLINA, G.I. (1782). Saggio sulla storia naturale del Chili. Nella Stamperia di S. Tomaso d'Aquino. Bologne, 308 p. (En: CEI, J.M.; LESCURE, J. (1985). Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et validation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia-Sauria). Bull. Mus.natn. Hist. nat., Paris 4^e sér., 7, section A (2):451-459.)
- MOORHEAD, P.S.; NOWELL, P.C.; HELLMANN, W.J.; BATTIPS, D.N.; HUNGENFORD, D.A. (1960). Chromosome Preparation of Leukocytes Cultured from Human Peripheral Blood. Expl. Cell. Res., 20: 613-616.
- MOSS, W.W. and HENDRICKSON, A. Jr. (1973). Numerical taxonomy. Ann. Rev. Ent., 18:227-258.
- NAVARRO BARON, J. (1983). Estudio de la diversidad morfológica, cromosómica y bioquímica en cinco poblaciones de *Liolaemus* (Squamata-Iguanidae). Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Genética. Facultad de Ciencias Básicas y Farmaceuticas Universidad de Chile, 1-114.
- NEI, M. (1972). Genetic distance between populations. Amer. Nat. 106:283-291.
- PASCUAL, R. y ODREMAN RIVAS, O. (1971). Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. Ameghiniana, 8(3-4):372-412.
- PAULL, D.; WILLIAMS, E.E.; HALL, W.P. (1976). Lizard karyotypes from the Galapagos Islands: Chromosomes in Phylogeny and Evolution. Breviora 441:1-31.
- PEREYRA, E.A. (1986). Nuevo iguánido del género *Phymaturus* del noroeste argentino. *Phymaturus antofagastensis* n. sp. (Sauria-Iguanidae). Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina, 4:4.

- PEREYRA, E.A.; MELLA, J.; DIAZ, N. (1987). Análisis preliminar de caracteres merísticos de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann. Resúmenes del I Congreso Argentino y I Congreso Sudamericano de Herpetología, 21-23 de setiembre de 1987. Tucumán Argentina: p. 28-29.
- PETERS, J. A. y DONOSO-BARROS, R. (1970). Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians. Bull. US natn. Mus. 197:293 p.
- PLA, L. (1986). Análisis Multivariado: Método de Componentes Principales. Secr. Gral. OEA. Serie Matemática. Monograf. N° 27, 94 p.
- ROGERS, J.S. (1972). Measures of Genetics Similarity and Genetic Distance. In Studies in Genetics VII. Univ. Texas Publ. 7213:145-153.
- SNEATH, P.H.A.; SOKAL, R.R. (1973). Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification. Freeman, San Fco., Ca., XV, 573 p.
- SOULE, M. (1980). Variación aloenzimática: sus determinantes en el espacio y en el tiempo. Cap. 2 (En: Evolución Molecular. Dir. J. Ayala. Ed. Omega, 285 p.).
- SPOTORNO, A.E. (1985). Conceptos y métodos en cariólogía descriptiva y comparada. En: El núcleo los cromosomas y la evolución. Unesco 1985:135-165.
- VAN DENVENDER, T. (1977). Observations on the argentine iguanid lizard *Leiosaurus bellii* Dumeril and Bibron (Reptilia-Lacertilia-Iguanidae). J. Herpetol., 11:238-241.
- VIDELA, F. (1982). Observaciones etológicas preliminares sobre *Phymaturus palluma* (Reptilia, Iguanidae) del roquedal precordillerano mendocino. Bol. Mus. Cienc. nat. antrop. Moyano, Mendoza 3:57-62.
- VIDELA, F. (1983). Hábitos alimentarios en iguánidos del oeste árido de la Argentina. Deserta 7:192-202.
- WALKER, M. (1968). El pensamiento científico. Ed. Grijalvo, México. 196 pp.

- WHITE, M.J.D; BLACKITH, R.E.; BLACKITH, R.M.; CHENEY, J.
(1967). Cytogenetics of the *viatica* group of
morabine grasshoppers. I: The coastal species.
Austral J. Zool., 15:263-302.
- WHITE, M.J.D. (1968). Models of speciation. New concepts
suggest that the classical sympatric and
allopatric models are not the only alternatives.
Science, 159:1065-1070.

ANEXO N° I

1- Material utilizado sólo para análisis de caracteres merísticos y morfométricos.

Phymaturus flagellifer (CHI) *Laguna del Maule. Talca. Chile. (2100 msnm). 36° 01' Lat. Sur; 70° 30' Long. Oeste.
FCS-1: macho; FCS-2: hembra. (Col.: 1/03/89 por: Cl.Veloso-F.Bozinovic)*.

Phymaturus antofagastensis. *Las Grutas-a 20 km Paso San Francisco. Antofagasta de la Sierra - Catamarca. Argentina. (4100 msnm). 26° 57' Lat. Sur; 68° 06' Long. Oeste.
FML 01161-1 al FML 1161-4: machos; FML 1161-6 al FML 1161-8: hembras; FML 1163-3: juvenil. (Col.: 26/11/81 por: E.Terán-O.Pagaburo)*.
*Los Nacimientos. Antofagasta de la Sierra - Catamarca. Argentina. (4100 msnm). 26° 57' Lat. Sur; 68° 06' Long. Oeste.
FML 01162-6: macho; FML 01162-1 al FML 01162-4: hembras. (Col.: 28/11/81 por: E.Terán - O.Pagaburo)*
*Quebrada Ojo de Chuscharqui. Antofagasta de la Sierra - Catamarca. Argentina. (4100 msnm). 26° 57' Lat. Sur; 68° 06' Long. Oeste.
FML 01164-2 y FML 01164-3: machos; FML 01164-1, FML 01164-4 y FML 01164-6: hembras. (Col.: 1/12/81 por: E.Terán-O.Pagaburo)*.

Phymaturus mallimaccii *Cueva de Pérez. Famatina-Chilecito. La Rioja. Argentina. (3975 msnm). 28° 59' Lat. Sur; 67° 49' Long. Oeste.
FML 1721-1: macho; FML 1721-2 al FML 1721-5: hembras; FML 1721-6: juvenil. (Col.: 2/12/85 por: E.Pereyra-O.Pagaburo-J.Bracamonte).
IBA 1475-1 e IBA 1475-2: machos. (Col.: 19/02/88 por: E.Pereyra-G.Pereyra-E.Pereyra)*.

Phymaturus punae. *Caserones-Llano de los Hoyos, Reserva San Guillermo. Iglesia - San Juan. Argentina. (3300 msnm). 29° 22' Lat. Sur; 69° 14' Long. Oeste.
IZA 0075-1 al IZA 0075-3: machos; IZA 0076-1 al IZA 0076-3: hembras. (Col.: 9/02/83 por: J.M.Cei). IZA 0126: hembra. (Col.: 17/12/82 por: S.Puig-J.C.Pujalte). IZA 0207-1: hembra; IZA 0207-3: juvenil. (Col.: 23/02/81 por: J.C.Pujalte-J.Cajal-A.Reca)*.

Phymaturus sp. (CAT). *Quebrada Aguas Calientes. Tinogasta - Catamarca. Argentina. (3800 msnm). 27° 20' Lat. Sur; 68° 10' Long. Oeste.
FML 00630-1, FML 00630-2 y FML 00630-5: hembras. (Col.: 9/01/74 por: Chr.Halloy)*.

Phymaturus sp. -(PAR)- *Cruz del Paramillo. Las Heras - Uspallata - Mendoza. Argentina. (2600 msnm). 32° 15' Lat. Sur; 69° 08' Long. Oeste.
IBA 0667-3 al IBA 0667-7: machos; IBA 0667-9, IBA 0667-11 e IBA 0667-12: hembras. (Col.: 25/03/70 por: L.P.Castro)
IBA 0791-E1: juvenil. (Col.: 20/01/72 por: L.P.Castro).
IBA 00536-9: hembra. (Col.: 10/04/69 por: L.P.Castro)
IBA-(G)-121, IBA-(G)-144, IBA-(G)-147, IBA-(G)-192: machos; IBA-(G)-114, IBA-(G)-129, IBA-(G)-155, IBA-(G)-161: hembras. (Col.: 3/11/83 por: L.P.Castro-G.Mácola-E.Pereyra)*.

Phymaturus sp. (PAY) *Base del volcán Payún Liso. Malargüe.- Payunia. Mendoza. Argentina. (1850 msnm). 36° 43' Lat. Sur; 69° 22' Long. Oeste.
IBA 0768-2, IBA 0768-3, IBA 0768-9: machos; IBA 0768-15, IBA 0768-16, IBA 0768-18: hembras. (Col.: 7/12/71 por: J.M.Cei-L.P.Castro-T.Ferreira).
IBA 00850-4, IBA 00850-5, IBA 00850-7: hembras. (Col.: 14/11/72 por: J.M.Cei-L.P.Castro-T.Ferreira).
DBCG 1073: macho; DBCG 1070: juvenil. (Col.: 19/02/87 por: E.Pereyra-N.Díaz-G.Pereyra-J.Benaro)*.

Phymaturus patagonicus payuniae *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (2000 msnm). 36° 43' Lat. Sur.; 69° 22' Long. Oeste.
IBA 0769-12, IBA 0769-2, IBA 0769-6: machos; IBA 0769-14, IBA 0769-15 y IBA 0769-22: hembras. (Col.: 7/12/71 por: J.M.Cei-L.P.Castro-P.Ferreira)
IBA 00787-1 e IBA 00787-2: machos; IBA 00787-4: hembra; IBA 0787-E1: juvenil. (Col.: 28/01/72 por: J.M.Cei-L.P.Castro-P.Ferreira).
IBA 0769-6: macho; IBA 0769-14, IBA 0769-15, IBA 0769-21, IBA 0769-23, IBA 0769-26: hembras. (Col.: 7/12/71 por: J.M.Cei-L.P.Castro-T.Ferreira)*.

2- Material utilizado sólo para la obtención de cromosomas

Phymaturus mallimaccii *Cueva de Pérez. Famatina-Chilecito. La Rioja. Argentina. (3975 msnm). 28° 59' Lat. Sur; 67° 49' Long. Oeste. DBCG 1431 y DBCG 1432: juveniles. (Col.: 19/02/88 por: E.Pereyra-G.Pereyra-E.Pereyra)*.

Phymaturus sp. -(PAR)- *Cruz del Paramillo. Las Heras - Uspallata. Mendoza. Argentina. (2600 msnm). 32° 15' Lat. Sur; 69° 08' Long. Oeste. DBCG 1056 Y DBCG 1068: hembras. (Col.: 2/03/87 por: E.Pereyra-N.Díaz)*.

Phymaturus sp. (PAY) *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (1850 msnm). 36° 43' Lat. Sur; 69° 22' Long. Oeste. DBCG 1096: macho; DBCG 1095: hembra; DBCG 1098 y DBCG 1099: juveniles. (Col.: 21/02/87 por: E.Pereyra-N.Díaz-G.Pereyra-J.Benaro)*.

Phymaturus sp. (NEV). *Sierra del Nevado-Agua de la India Muerta. Malargüe. Mendoza. Argentina (1750 msnm). 35° 45' Lat. Sur; 68° 30' Long. Oeste. DBCG 1041: macho; DBCG 1042 y DBCG 1069: hembras; DBCG 1046 y DBCG 1047: juveniles. (Col.: 19/02/87 por: E.Pereyra-N.Díaz-G.Pereyra-J.Benaro)*.

Phymaturus patagonicus payuniae *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (2000 msnm). 36° 43' Lat. Sur.; 69° 22' Long. Oeste. DBCG 1050 y DBCG 1113: machos; DBCG 1051 y DBCG 1114: hembras. (Col.: 21/02/87 por: E.Pereyra-N.Díaz-G.Pereyra-J.Benaro)*.

3- Material utilizado sólo para análisis electroforético

Phymaturus flagellifer (CHI) *Vegas del Planchón - Termas del Flaco. Colchagua, Curicó. Chile. (2500 msnm). 34° 55' Lat. Sur; 70° 23' Long. Oeste. DBCG 0468 y DBCG 0469: machos; DBCG 0465 al DBCG 0467: hembras. (Col.: 26/02/84 por: M.Labra-H.Nuñez)*.

Phymaturus antofagastensis *Las Grutas-a 20 km Paso San.Francisco. Antofagasta de la Sierra - Catamarca. Argentina. (4100 msnm). 26° 57' Lat. Sur; 68° 06' Long. Oeste.
 DBCG 1328 al DBCG 1335, IBA 1448, IBA 1451, IBA 1453 al IBA 1455: machos; DBCG 1327, IBA 1449 e IBA 1450 hembras. (Col.: 2/11/870 por: Pagaburo-J.Bracamonte)*.

Phymaturus sp. -(COL)- *Sierra de Colangüil ;vertiente oeste. Iglesia - San Juan. Argentina. (2800 msnm). 29° 59' Lat. Sur; 69° 36' Long. Oeste.
 DBCG 1575 al DBCG 1578: hembras. (Col.: 24/03/89 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus sp. -(PAR)- *Cruz del Paramillo. Las Heras - Uspallata. Mendoza. Argentina. (2600 msnm). 32° 15' Lat. Sur; 69° 08' Long. Oeste.
 DBCG 1088, DBCG 1109 al DBCG 1111: machos; DBCG 1112: hembra. (Col.: 2/03/87 por: E.Pereyra-N.Díaz).
 DBCG 1481 al DBCG 1483: machos; DBCG 1456, DBCG 1463, DBCG 1580 y DBCG 1581: hembras. (Col.: 14/05/88 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus sp. (PAY) *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (1850 msnm). 36° 43' Lat. Sur; 69° 22' Long. Oeste.
 DBCG 1076 y DBCG 1077, DBCG 1080: machos; DBCG 1075, DBCG 1245 y DBCG 1246: hembras; DBCG 1078 y DBCG 1079: juveniles. (Col.: 21/02/87 por: E.Pereyra-N.Díaz-G.Pereyra-J.Benaro).
 DBCG 1418, DBCG 1477 al DBCG 1480: machos; DBCG 1421 al DBCG 1424: hembras. (Col.: 4/03/88 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus patagonicus payuniae *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (2000 msnm). 36° 43' Lat. Sur.; 69° 22' Long. Oeste.
 DBCG 1465 y DBCG 1466: machos; DBCG 1410 al DBCG 1413, DBCG 1464: hembras. (Col.: 4/03/88 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

4- Material utilizado tanto para electroforesis como para la obtención de cromosomas

Phymaturus flagellifer (CHI) *Vegas del Planchón - Termas del Flaco. Colchagua, Curicó. Chile. (2500 msnm). 34° 55' Lat. Sur; 70° 23' Long. Oeste.
 DBCG 0464: hembra. (Col.: 26/02/84 por: M.Labra-H.Nuñez)*.

*Mina La Disputada. Región Metropolitana, Colina. Chile. (2500 msnm). 33° 10' Lat. Sur; 70° 19' Long. Oeste.

DBCG 1570: juvenil. (Col.: 10/03/89 por: El batucano)*.

*Laguna del Maule. Talca. Chile. (2100 msnm). 36° 04' Lat. Sur; 70° 30' Long. Oeste.

FCH-M-01 y FCH-M-02: machos; FCH-H-01, FCH-H-02 y DBCG 1599: hembras. (Col.: 1/10/89 por: Cl.Veloso)*.

Phymaturus antofagastensis. *Las Grutas-a 20 km Paso San Francisco. Antofagasta de la Sierra - Catamarca. Argentina. (4100 msnm). 26° 57' Lat. Sur; 68° 06' Long. Oeste.

DBCG 1332 e IBA 1456: machos; IBA 1457: hembra. (Col.: 2/11/87 por: O.Pagaburo-J.Bracamonte)*.

Phymaturus mallimaccii. *Cueva de Pérez. Famatina-Chilecito. La Rioja. Argentina. (3975 msnm). 28° 59' Lat. Sur; 67° 49' Long. Oeste.
 DBCG 1408: macho; DBCG 1420 y DBCG 1430: hembras; DBCG 1409: juvenil. (Col.: 19/02/88 por: E.Pereyra-G.Pereyra-E.Pereyra)*.

Phymaturus sp. -(COL)- *Sierra de Colangüil vertiente oeste. Iglesia - San Juan. Argentina. (2800 msnm). 29° 59' Lat. Sur; 69° 36' Long. Oeste.
 DBCG 1557 y DBCG 1569: machos; DBCG 1568 y DBCG 1574: juveniles. (Col.: 24/03/89 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus sp. (AGN) *Agua Negra - Guardia Vieja. Iglesia - San Juan. Argentina. (3600 msnm). 30° 21' lat Sur; 69° 39' Long. Oeste.
 DBCG 1562 y DBCG 1566: machos; DBCG 1559 al DBCG 1561 y DBCG 1564: hembras; DBCG 1563 y DBCG 1565: juveniles. (Col.: 23/03/89 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus sp. -(PAR)- *Cruz del Paramillo. Las Heras - Uspallata. Mendoza. Argentina. (2600 msnm). 32° 15' Lat. Sur; 69° 08' Long. Oeste.
 DBCG 1455 y DBCG 1462: machos; DBCG 1454, DBCG 1457, DBCG 1458 y DBCG 1579: hembras. (Col.: 14/05/88 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus sp. (PAY) *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (1850 msnm). 36° 43' Lat. Sur; 69° 22' Long. Oeste.
 DBCG 1417, DBCG 1426: machos; DBCG 1425 y DBCG 1445: hembras; DBCG 1443 y DBCG 1444: juveniles. (Col.: 4/03/88 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

Phymaturus patagonicus payuniae *Base del volcán Payún Liso. Malargüe - Payunia. Mendoza. Argentina. (2000 msnm). 36° 43' Lat. Sur.; 69° 22' Long. Oeste.
 DBCG 1419, DBCG 1434 al DBCG 1439: machos; DBCG 1414, DBCG 1440: hembras; DBCG 1428, DBCG 1429, DBCG 1441 y DBCG 1442: juveniles. (Col.: 4/03/88 por: E.Pereyra-C.Pereyra)*.

- Referencias: FML = Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina.
 IBA = Instituto de Biología Animal - Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza, Argentina.
 IZA = IADIZA. Inst. Arg. de Inv. de las Zonas Áridas. CRICYT - CONICET. Mendoza, Argentina.
 DBCG= Departamento de Biología Celular y Genética, Unidad de Vertebrados - Facultad de Medicina (Sede Norte). Universidad de Chile
 FCS = Facultad de Ciencias - Depto. de Ciencias Ecológicas. Universidad de Chile.

ANEXO I I

II-A. LISTA Y DEFINICION DE CARACTERES MERISTICOS.

1. CIOR Escamas en el circumorbital: escamas ubicadas en el arco interior, de un ángulo a otro del ojo.
2. SUOR Escamas supra-orbitales: escamas comprendidas entre el circumorbital y las superciliares.
3. SUCI Escamas superciliares: escamas alargadas del borde superior, entre los dos ángulos del ojo.
4. SUCU Escamas sub-oculares: escama(s) grande(s) en la región media inferior del ojo.
5. TEMP Escamas temporales: corridas de escamas desde el borde posterior de la sub-ocular al borde anterior del oído, punto medio.
6. CATE Escamas en el cantus temporal: desde el ángulo posterior del ojo hasta la altura del ángulo superior del oído.
7. ROPA Escamas que rodean la parietal: son aquellas que tengan contacto directo con la parietal.
8. POPA Escamas post-parietales: escamas en contacto con la parietal en su borde posterior.
9. FRON Escamas frontales: se encuentran entre ambos circumorbitales, las pre-frontales y las post-frontales.
10. ROFR Escamas que rodean a las frontales: son aquellas que tengan contacto con la(s) frontales.
11. POFR Escamas post-frontales: escamas que tengan contacto con el borde posterior de la(s) frontal(es).
12. LORE Escamas loreales: son las ubicadas entre las supra-labiales, sub-oculares, cantus rostral y nasal. Cuando hay más de una corrida de labiales superiores, se incluye la superior hasta el ángulo anterior de la sub-ocular.

ANEXO II-A (CONT.)

13. **LASU** Escamas labiales superiores 1: forman el borde posterior de la mandíbula superior, desde la mental hasta la comisura de la boca.
14. **ELAS** Escamas labiales superiores 2: se encuentran sobre las labiales superiores 1, no sobrepasando las sub-oculares.
15. **LAIN** Escamas labiales inferiores: son sólo las escamas grandes de la primera corrida.
16. **AURI** Escamas auriculares: son aquellas de mayor tamaño en el ángulo superior de la abertura timpánica.
17. **TIMP** Escamas timpánicas: son las escamas más grandes que sobresalen del borde anterior del oído.
18. **CORO** Escamas en contacto con la rostral: son todas las escamas que tienen borde común con la rostral.
19. **COME** Escamas en contacto con la mental: son todas las escamas que tienen borde común con la mental.
20. **INTE** Escamas inter-nasales: se encuentran entre las nasales contadas por la parte dorsal.
21. **RONA** Escamas que rodean la nasal: son todas las escamas que tienen un borde común con la nasal.
22. **EERF** Escamas entre la rostral y la frontal: se encuentran en sentido antero-posterior, son corridas de escamas entre la rostral y frontal.
23. **INCA** Escamas intercantales: se obtienen mediante un conteo transversal entre los cantus rostrales, en la parte posterior de éstos.
24. **GULA** Escamas gulares: se obtienen contando transversalmente entre los ángulos inferiores de las aberturas timpánicas.
25. **DORS** Escamas dorsales: se observan siguiendo la línea media dorsal, la corrida de escamas que parte de las occipitales y hasta una línea transversal a la altura de la cloaca.

ANEXO II-A (CONT.)

26. **VENT** Escamas ventrales: se cuentan en la línea media ventral. Son una corrida de escamas desde las post-mentales hasta el borde de la cloaca.
27. **ROCU** Escamas alrededor del cuerpo: son aquellas contadas en la parte media del cuerpo, entre ambas extremidades.
28. **FEMO** Escamas femorales: son una corrida de escamas ubicadas en el borde postero-inferior del muslo.
29. **POPR** Poros pre-cloacales.
30. **EDCC** Escamas dorsales correspondientes a la longitud de la cabeza: son el número de escamas en la línea media dorsal, que corresponden a una dimensión igual al largo de la cabeza, medida por su parte dorsal.
31. **LACU** Escamas a lo largo del cuello: se obtienen luego de un conteo longitudinal, desde la parte interna del borde posterior de la abertura timpánica hasta la región ante-humeral.
32. **EAVC** Escamas alrededor del 15° verticilo de la cola: son el anillo de escamas alrededor de la cola a la altura indicada.
33. **LDMA** Lamelas del cuarto dedo de la mano: se cuentan desde el ángulo de origen interdigital del dedo hasta el nacimiento de la uña.
34. **LDPI** Lamelas del cuarto dedo de la pata: se cuentan desde el ángulo de origen interdigital del dedo hasta el nacimiento de la uña.
35. **EESS** Corridas de escamas entre las supra-labiales y la sub-ocular: son aquellas que se encuentran en la parte media inferior de la cuenca ocular.

TABLA N° II-1

Matriz Básica de Caracteres Merísticos de las especies de
Phymaturus (n = 40)

Pobl.	SEXO	CIOR	SUOR	SUCI	SUCU	TEMP	CATE
1	1	16	5	10	4	11	9
1	1	16	5	11	4	11	10
1	1	15	5	11	4	11	10
1	2	16	5	10	2	10	9
1	2	15	5	11	3	12	10
1	2	15	5	10	4	11	10
1	3	15	4	10	4	9	9
2	1	14	4	9	3	9	7
2	1	13	5	10	2	9	7
2	1	14	5	11	3	9	8
2	2	15	5	11	2	9	8
2	2	14	4	10	2	9	7
2	2	14	4	11	2	10	8
2	2	12	4	10	2	10	8
2	3	14	3	9	2	9	7
3	1	15	6	11	3	11	9
3	1	15	5	10	3	12	10
3	1	15	5	11	3	11	9
3	2	14	5	11	3	11	9
3	2	14	5	10	4	11	9
3	2	15	5	10	4	10	9
3	2	14	5	12	3	11	10
3	3	15	5	11	3	12	10
4	1	15	5	10	3	11	9
4	1	15	5	10	3	11	9
4	1	15	5	11	3	11	9
4	1	14	5	10	3	11	10
4	2	15	5	10	3	10	9
4	2	14	5	11	3	10	9
4	2	15	5	10	4	11	10
4	3	15	5	10	3	11	9
6	1	15	5	7	1	10	11
6	1	15	6	7	1	12	11
6	1	15	5	7	1	10	12
6	2	15	5	7	1	12	11
6	2	15	5	7	1	10	11
6	2	15	6	7	1	11	10
6	3	16	6	6	1	12	11
8	1	14	5	10	3	10	9
8	2	14	5	10	3	10	9

TABLA N° II-1 (Continuación)

Matriz Básica de Caracteres Merísticos de las especies de
Phymaturus (n = 40)

Pobl.	SEXO	ROPA	POPA	FRON	ROFR	POFR	LORE
1	1	11	4	6	16	3	39
1	1	9	3	8	18	3	38
1	1	12	4	8	18	3	39
1	2	10	3	5	16	2	36
1	2	10	3	7	16	3	37
1	2	9	3	7	17	2	41
1	3	8	2	10	20	4	36
2	1	10	4	8	21	4	28
2	1	11	3	10	16	4	24
2	1	8	3	8	16	3	31
2	2	12	4	6	18	3	28
2	2	8	2	10	18	3	28
2	2	10	3	13	25	5	28
2	2	8	3	12	19	3	28
2	3	8	1	8	15	3	28
3	1	9	4	7	12	4	52
3	1	8	3	9	17	3	53
3	1	8	3	6	11	4	41
3	2	7	2	7	11	2	39
3	2	7	3	4	8	2	35
3	2	9	3	5	7	4	37
3	2	3	2	5	2	4	38
3	3	8	1	4	9	2	39
4	1	5	1	17	24	5	27
4	1	9	2	8	15	2	27
4	1	8	2	14	18	4	27
4	1	8	1	12	17	4	27
4	2	7	1	10	21	2	27
4	2	6	1	10	17	4	27
4	2	8	2	10	21	3	27
4	3	7	1	11	17	3	29
6	1	8	2	6	17	3	20
6	1	8	3	6	15	3	25
6	1	7	3	6	17	2	19
6	2	5	2	8	15	3	24
6	2	7	2	9	15	4	14
6	2	8	1	11	16	2	21
6	3	6	2	9	17	2	21
8	1	10	3	5	16	2	35
8	2	9	2	9	15	4	35

TABLA N° II-1 (Continuación)

Matriz Básica de Caracteres Merísticos de las especies de
Phymaturus (n = 40)

Pobl.	SEXO	LASU	ELAS	LAIN	AURI	TIMP	CORO
1	1	12	14	12	2	3	6
1	1	12	14	12	2	3	6
1	1	12	14	12	2	3	7
1	2	10	12	11	2	3	7
1	2	10	12	11	2	3	7
1	2	11	12	12	2	3	6
1	3	12	14	12	2	3	5
2	1	10	11	9	2	4	7
2	1	8	11	9	2	4	7
2	1	9	12	10	2	4	7
2	2	10	12	10	3	4	7
2	2	10	10	9	3	4	7
2	2	10	12	9	2	5	7
2	2	10	11	10	2	5	7
2	3	10	11	10	4	5	9
3	1	9	13	7	3	5	7
3	1	9	13	8	3	5	7
3	1	9	13	9	3	4	7
3	2	11	12	8	3	4	7
3	2	9	13	9	3	3	8
3	2	9	14	9	3	4	7
3	2	12	13	8	3	4	6
3	3	9	12	9	3	4	7
4	1	10	11	8	2	3	6
4	1	10	11	8	2	3	5
4	1	9	11	8	2	3	7
4	1	10	12	7	2	2	7
4	2	10	12	9	2	3	7
4	2	10	11	8	2	3	6
4	2	10	12	8	2	2	7
4	3	11	12	8	2	3	5
6	1	8	9	6	2	3	8
6	1	10	12	7	2	3	7
6	1	9	8	7	2	3	7
6	2	8	11	7	2	3	6
6	2	9	8	7	2	3	6
6	2	9	8	7	2	3	6
6	3	9	8	7	2	3	6
8	1	10	12	9	1	3	6
8	2	10	12	9	1	3	6

TABLA N° II-1 (Continuación)

Matriz Básica de Caracteres Merísticos de las especies de
Phymaturus (n = 40)

Pobl.	SEXO	COME	INTE	RONA	EERF	INCA	GULA
1	1	6	4	9	10	7	81
1	1	6	4	9	12	5	84
1	1	5	3	10	10	6	75
1	2	6	3	9	9	7	75
1	2	6	3	9	10	7	84
1	2	6	3	9	11	6	77
1	3	6	3	10	10	6	78
2	1	7	4	9	8	6	77
2	1	7	3	9	9	6	71
2	1	6	4	9	10	7	75
2	2	6	4	9	7	6	84
2	2	6	3	9	9	6	78
2	2	7	4	9	9	5	82
2	2	8	3	9	8	6	75
2	3	6	4	9	9	6	82
3	1	9	4	10	6	6	68
3	1	6	4	10	10	6	85
3	1	5	4	8	7	6	68
3	2	7	4	8	7	6	72
3	2	6	4	8	7	5	70
3	2	8	4	9	9	5	69
3	2	6	4	10	10	9	78
3	3	5	4	8	7	5	81
4	1	6	4	8	7	7	73
4	1	6	4	9	7	7	68
4	1	6	3	9	7	7	78
4	1	6	4	9	7	7	76
4	2	6	4	9	7	7	75
4	2	6	4	9	7	7	76
4	2	6	4	9	8	8	75
4	3	6	4	9	10	7	69
6	1	4	4	8	9	8	72
6	1	4	3	8	12	8	72
6	1	4	4	7	8	7	74
6	2	6	4	8	10	7	68
6	2	4	4	7	9	7	60
6	2	4	4	8	9	7	65
6	3	6	3	8	9	8	69
8	1	6	4	7	9	5	63
8	2	6	4	8	9	5	72

TABLA N° II-1 (Continuación)

Matriz Básica de Caracteres Merísticos de las especies de
Phymaturus (n = 40)

Pobl.	SEXO	DORS	VENT	ROCU	FEMO	POPR	EDCC
1	1	168	172	196	32	8	34
1	1	171	182	211	35	9	34
1	1	167	173	198	33	8	34
1	2	154	164	195	35	0	26
1	2	158	184	207	35	0	28
1	2	161	175	195	34	0	30
1	3	155	171	199	32	0	40
2	1	175	175	170	26	8	32
2	1	159	182	176	31	8	33
2	1	168	185	187	33	5	35
2	2	184	195	202	32	0	42
2	2	184	185	188	27	0	37
2	2	184	200	184	33	0	35
2	2	179	179	187	26	0	34
2	3	159	181	191	34	0	50
3	1	168	185	190	45	9	36
3	1	172	185	178	41	9	39
3	1	153	168	179	40	8	37
3	2	195	184	188	39	0	32
3	2	155	180	175	32	0	28
3	2	154	176	169	35	0	32
3	2	199	195	207	36	0	36
3	3	151	179	178	37	0	33
4	1	161	191	204	33	10	35
4	1	157	181	200	32	12	30
4	1	158	181	225	33	11	36
4	1	152	182	215	31	11	36
4	2	153	177	225	33	0	29
4	2	140	187	220	35	0	30
4	2	156	191	224	36	0	29
4	3	154	189	221	33	0	48
6	1	239	196	255	32	10	50
6	1	239	196	242	31	7	49
6	1	213	178	220	31	9	45
6	2	229	205	260	30	0	46
6	2	222	179	219	32	0	40
6	2	214	189	225	31	0	42
6	3	239	184	228	32	0	61
8	1	173	166	213	30	10	35
8	2	155	165	218	32	0	31

TABLA N° II-1 (Continuación)

Matriz Básica de Caracteres Merísticos de las especies de
Phymaturus (n = 40)

Pobl.	SEXO	LACU	EAVC	LDMA	LDPI	KESS
1	1	42	22	23	26	2
1	1	40	21	22	26	2
1	1	42	20	22	27	2
1	2	42	20	23	27	2
1	2	42	20	23	28	2
1	2	38	21	21	27	2
1	3	39	21	21	25	2
2	1	37	22	21	27	1
2	1	38	22	21	26	1
2	1	36	21	24	27	1
2	2	38	22	22	25	1
2	2	38	21	22	25	1
2	2	38	20	22	28	1
2	2	38	19	22	27	1
2	3	39	22	24	30	1
3	1	45	20	21	26	2
3	1	45	18	24	26	2
3	1	46	20	20	25	2
3	2	45	19	22	26	2
3	2	43	20	22	25	2
3	2	49	22	20	22	2
3	2	43	19	22	27	2
3	3	44	25	22	25	2
4	1	49	21	22	25	1
4	1	46	20	20	27	1
4	1	50	20	22	25	1
4	1	46	21	21	25	1
4	2	46	20	22	26	2
4	2	48	19	21	26	2
4	2	48	21	22	25	1
4	3	55	20	19	25	2
6	1	60	31	25	28	1
6	1	52	31	23	28	2
6	1	57	30	26	31	1
6	2	52	33	23	27	1
6	2	52	30	23	28	1
6	2	55	30	23	28	1
6	3	52	31	23	28	1
8	1	54	19	21	24	1
8	2	55	20	19	24	1

II-B. LISTA Y DEFINICION DE CARACTERES MORFOMETRICOS

1. LCU Largo del cuerpo: borde posterior de la cloaca hasta la punta del hocico.
2. LCA Largo de la cabeza: borde posterior del tímpano hasta la punta del hocico.
3. LCI Largo de la cabeza: borde posterior de la interparietal hasta la punta del hocico.
4. ANC Ancho de la cabeza: a nivel de las escamas temporales.
5. ALC Altura de la cabeza: a nivel de las escamas temporales.
6. DSE Distancia entre los semicírculos supraoculares desde el borde interno.
7. DSI Distancia entre los semicírculos supraoculares desde el borde externo.
8. DBS Distancia entre los bordes externos de las escamas supraciliares.
9. DNE Distancia entre las escamas nasales, tomadas desde el borde externo.
10. DNI Distancia entre las escamas nasales, tomada desde el borde interno.
11. DRI Distancia entre la rostral e internasales.
12. DCH Distancia entre el centro del orificio nasal y la punta del hocico.
13. LIN Largo de la escama interparietal.
14. AIN Ancho de la interparietal.
15. AHO Ancho de la primer porción del hocico a nivel de la loreal anterior.
16. AES Alto de las escamas supralabiales, a la altura de donde nacen las supraciliares.

ANEXO II-B (CONT.)

17. **AEI** Alto de las escamas infralabiales, a la altura de donde nacen las supraciliares.
18. **LCO** Longitud de la cuenca ocular.
19. **DCN** Distancia entre el punto anterior de la cuenca ocular al punto posterior de la nasal.
20. **ALT** Altura del orificio timpánico.
21. **ANT** Ancho del orificio timpánico.
22. **LSU** Largo de la escama subocular.
23. **DPT** Distancia borde posterior del párpado-borde anterior del orificio timpánico.
24. **ANR** Ancho de la escama rostral.
25. **ALR** Altura de la escama rostral.
26. **ANS** Ancho de la escama sinficial.
27. **ALS** Altura de la escama sinficial.
28. **L5D** Largo de cinco escamas dorsales.
29. **A5V** Ancho de 5 escamas ventrales.
30. **DSC** Distancia entre la sínfisis pubiana y el borde anterior de la cloaca.
31. **APP** Ancho de la hilera de los poros precloacales.
32. **ACU** Ancho del cuello.
33. **ATO** Ancho del tórax, a la altura de la axila.
34. **DIA** Distancia ingle-axila.
35. **LAC** Largo de la cola.
36. **ACO** Ancho de la cola.
37. **PAM** Largo de la palma de la mano.

ANEXO II-B (CONT.)

- 38. L4M Largo del cuarto dedo de la mano.
- 39. L1M Largo del primer dedo de la mano.
- 40. U4M Largo de la uña del cuarto dedo de la mano.
- 41. LAN Longitud del antebrazo, del codo a la muñeca.
- 42. AAB Ancho del antebrazo.
- 43. LBR Largo del brazo, de la axila al codo.
- 44. PAP Largo de la palma del pié.
- 45. L4P Largo del cuarto dedo del pié
- 46. U4P Largo de la uña del cuarto dedo del pié.
- 47. L5P Largo del quinto dedo del pié.
- 48. LTI Largo de la tibia.
- 49. ATI Ancho de la tibia.
- 50. LMU Largo del muslo.
- 51. A15 Ancho de una escama de la cola a la altura del 15° verticilo de escamas erizadas.
- 52. L15 Largo de una escama de la cola a la altura del 15° verticilo de escamas erizadas.

TABLA N° II-2

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	LCU	LCA	LCI	ANC	ALC	DSE
1	91.41	19.68	14.23	18.59	11.02	1.63
1	88.48	19.13	14.18	18.84	11.46	1.47
1	78.56	17.26	12.28	17.08	9.50	1.00
1	90.34	19.34	13.86	19.58	11.00	1.04
1	85.58	18.12	13.18	17.12	9.75	0.66
1	94.64	19.08	14.38	18.82	11.04	1.50
1	99.44	19.26	15.28	19.76	12.32	2.10
2	90.03	18.72	13.52	18.54	12.10	1.32
2	76.14	16.42	11.88	16.27	9.96	1.14
7	85.12	19.82	14.57	17.84	9.97	1.94
4	98.92	19.98	15.48	20.20	13.04	2.18
4	98.10	20.42	14.88	19.26	11.36	1.54
4	96.42	20.88	14.94	19.70	11.67	1.37
4	96.24	20.66	15.02	19.74	12.00	1.24
5	108.64	23.00	15.94	20.76	13.08	2.50
5	108.16	23.06	16.66	22.94	13.24	2.16
5	103.56	21.00	15.16	20.36	12.58	1.80
6	82.46	16.28	11.40	14.88	8.77	0.76
6	86.68	16.96	11.54	15.50	9.25	0.74
6	84.30	16.64	11.76	14.66	9.46	1.13
6	83.48	16.54	11.86	14.66	9.26	0.74
8	100.58	22.00	14.82	21.38	14.38	2.24
8	109.58	23.16	16.28	21.94	13.54	2.88

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	DSI	DBS	DNE	DNI	DRI	DCH
1	2.86	10.24	4.93	1.79	1.32	3.45
1	2.61	10.20	4.87	2.09	0.83	2.96
1	2.40	9.24	4.27	1.62	0.92	2.58
1	2.38	10.32	4.90	2.05	1.37	2.44
1	2.44	9.12	4.06	2.00	0.82	2.50
1	2.80	10.54	4.52	2.00	1.16	2.66
1	3.88	10.54	5.04	2.42	0.68	2.86
2	2.50	9.50	4.25	2.39	0.64	2.96
2	3.07	9.10	3.90	1.88	1.00	2.38
7	2.88	9.84	4.74	2.40	0.93	3.10
4	3.96	11.10	5.00	2.52	1.00	3.08
4	2.85	11.42	4.84	2.56	1.04	3.22
4	2.78	10.60	4.78	2.09	1.14	3.20
4	3.16	11.12	4.88	2.34	0.78	3.09
5	4.78	12.68	5.32	2.72	1.44	3.58
5	4.20	14.20	5.70	2.78	1.28	3.68
5	3.94	11.88	5.24	2.48	1.32	3.34
6	2.36	9.77	4.00	1.82	0.44	2.06
6	2.44	10.34	4.46	2.12	0.42	2.40
6	2.46	10.18	4.06	1.92	0.56	2.44
6	2.36	9.22	4.46	2.00	0.46	2.67
8	0.92	12.12	5.12	2.84	1.46	3.28
8	1.00	12.86	5.88	2.32	0.78	3.34

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	LIN	AIN	AHO	AES	AEI	LCO
1	1.82	1.36	8.64	0.72	1.01	3.67
1	1.82	1.18	7.26	0.55	0.78	3.84
1	1.58	1.10	6.51	0.46	0.76	3.64
1	1.62	1.20	7.06	0.64	1.06	3.65
1	1.71	0.98	6.11	0.50	0.68	3.76
1	2.22	1.55	7.20	0.52	0.87	3.88
1	1.56	1.20	7.26	0.50	0.82	3.87
2	1.88	1.34	6.00	0.50	0.87	4.56
2	1.38	1.30	5.24	0.52	0.77	3.60
7	2.74	1.24	7.45	0.62	0.94	3.84
4	1.74	1.54	7.44	0.46	0.86	4.34
4	2.00	1.68	7.64	0.60	0.90	4.23
4	2.64	1.54	7.79	0.64	0.85	4.16
4	1.84	1.66	7.26	0.66	0.78	4.30
5	1.92	1.36	7.94	0.52	0.68	4.54
5	2.11	1.62	9.53	0.80	1.02	4.96
5	2.26	1.28	7.64	0.69	0.80	4.28
6	0.86	0.96	5.26	0.74	1.04	3.30
6	0.71	0.66	5.48	0.54	0.94	3.74
6	0.84	0.68	5.56	0.62	0.97	3.40
6	0.80	0.54	5.90	0.68	1.04	3.83
8	1.94	1.38	7.20	0.70	1.32	8.18
8	2.02	1.50	10.84	0.96	1.30	7.22

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	DCN	ALT	ANT	LSU	DPT	ANR
1	5.04	3.57	2.08	3.19	8.36	1.12
1	5.11	3.56	2.00	3.84	7.80	1.50
1	4.32	3.46	2.08	3.04	6.46	1.88
1	4.70	3.80	2.08	3.14	7.90	1.84
1	4.76	3.40	2.42	2.46	7.38	2.13
1	5.12	3.96	2.44	3.22	7.66	2.26
1	5.12	3.70	2.30	3.17	8.24	1.94
2	4.58	3.36	2.18	2.84	7.64	2.74
2	4.10	3.29	1.94	3.06	7.04	2.02
7	5.06	4.28	2.68	3.48	8.49	2.29
4	4.98	3.96	3.34	2.62	8.94	2.54
4	4.89	4.04	2.70	2.68	8.30	2.38
4	5.20	3.96	2.50	3.32	8.38	2.40
4	5.30	3.94	2.62	3.25	8.58	2.36
5	5.96	3.94	2.62	3.22	9.86	2.98
5	5.72	5.00	3.00	3.94	9.94	3.06
5	5.38	4.52	3.02	3.70	9.16	2.60
6	4.60	3.68	2.58	4.48	7.12	2.92
6	4.62	3.72	2.58	4.63	7.00	2.84
6	4.80	3.86	2.66	4.88	6.76	3.06
6	4.29	3.32	2.76	4.94	7.00	2.78
8	3.18	4.60	2.20	7.36	7.94	2.32
8	3.64	4.66	2.38	6.50	8.80	3.54

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	ALR	ANS	ALS	L5D	A5V	DSC
1	1.17	1.43	1.68	2.60	3.30	11.32
1	1.22	1.40	1.56	2.44	3.06	13.38
1	1.00	1.49	1.46	2.60	2.66	12.24
1	1.17	1.34	1.72	2.68	2.87	14.68
1	0.90	1.38	1.62	2.11	2.76	13.82
1	0.88	1.05	1.50	2.57	2.90	16.54
1	1.30	1.37	1.72	2.68	3.02	16.18
2	1.00	1.33	1.85	2.86	3.54	15.64
2	0.86	1.38	1.60	1.68	2.54	13.34
7	1.14	1.43	1.64	2.40	3.76	14.54
4	1.12	1.46	2.40	2.96	3.82	15.15
4	1.04	1.68	2.10	2.34	3.72	15.69
4	1.00	1.70	1.97	2.86	2.98	16.00
4	1.05	1.66	2.00	2.82	3.78	13.90
5	0.86	2.12	2.36	2.64	4.06	18.92
5	1.11	2.08	2.29	2.48	4.86	19.30
5	1.18	2.04	1.87	2.56	4.01	13.92
6	1.12	1.80	1.34	1.64	2.90	15.72
6	1.06	1.78	1.48	2.00	3.16	15.64
6	1.14	2.26	1.62	1.90	3.00	14.64
6	1.22	2.30	1.80	1.94	2.80	12.42
8	0.90	1.22	1.54	2.70	4.00	17.14
8	1.48	2.00	2.00	3.20	3.86	15.52

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	APP	ACU	ATO	DIA	LAC	ACO
1	9.40	30.39	24.85	47.49	91.04	13.38
1	7.18	27.09	21.98	42.20	91.08	12.72
1	5.84	23.30	19.64	40.69	71.80	11.70
1	8.41	25.45	25.26	47.08	78.04	13.38
1	6.06	22.88	20.42	47.78	74.68	11.40
1	4.78	23.94	23.64	46.73	80.34	13.36
1	10.10	27.50	25.16	55.98	99.50	14.75
2	6.88	24.26	22.44	49.58	93.38	12.82
2	5.02	20.36	19.48	42.50	72.34	9.98
7	7.74	23.26	22.22	47.10	87.06	13.50
4	10.48	26.34	23.14	52.52	103.08	14.06
4	10.48	24.28	22.00	50.34	102.28	15.40
4	8.59	24.48	22.94	47.78	109.18	10.00
4	8.66	24.74	23.28	47.89	101.12	14.44
5	12.27	27.82	27.52	54.78	100.34	16.12
5	14.46	31.60	29.06	51.44	99.10	17.36
5	9.58	26.57	26.94	54.34	111.38	14.78
6	6.08	17.26	21.34	41.38	101.00	12.42
6	4.64	20.26	21.76	41.90	99.80	13.10
6	6.02	19.48	21.40	39.90	109.30	12.74
6	5.34	19.46	22.52	39.60	108.24	12.30
8	10.38	26.36	24.50	47.10	105.80	13.52
8	11.22	31.56	23.74	57.18	112.56	15.82

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	PAM	L4M	L1M	U4M	LAN	AAB
1	14.52	9.20	1.97	4.70	12.35	19.72
1	14.14	9.15	2.14	3.96	13.10	7.33
1	13.23	8.42	1.54	4.04	9.62	5.72
1	15.56	10.58	1.90	4.20	11.02	7.12
1	14.86	9.60	1.82	4.74	9.98	6.56
1	14.46	9.52	2.62	4.66	10.90	7.16
1	16.02	9.64	1.96	4.96	11.44	8.74
2	16.88	11.10	2.08	5.80	10.50	6.48
2	13.93	9.56	2.00	4.35	9.35	5.34
7	15.16	9.70	1.94	4.52	10.72	6.33
4	15.84	11.00	1.94	5.15	12.44	7.84
4	15.78	11.54	1.86	4.84	11.38	7.38
4	15.82	12.42	1.90	5.50	13.35	7.42
4	17.84	13.58	2.66	5.02	12.64	9.38
5	17.34	12.20	2.22	5.86	13.77	7.34
5	18.28	12.00	2.21	5.66	13.46	8.18
5	16.96	12.46	2.22	6.08	13.06	7.48
6	14.20	10.32	1.54	4.38	10.88	6.08
6	13.40	8.88	1.68	3.74	11.12	6.38
6	14.56	10.38	1.83	4.30	10.36	5.80
6	14.87	11.28	1.87	4.56	10.68	5.66
8	19.06	12.62	1.78	6.90	15.80	7.34
8	18.94	11.72	1.60	6.12	14.58	7.66

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	LBR	PAP	L4P	U4P	LTI	ATI
1	11.00	19.84	12.00	2.69	13.36	9.31
1	10.22	20.14	13.18	1.94	12.67	8.00
1	8.72	17.52	10.32	1.54	11.33	5.76
1	10.92	19.82	12.76	1.96	13.82	6.74
1	10.38	18.46	12.46	1.86	11.60	5.30
1	10.60	20.06	12.65	1.62	13.98	6.24
1	11.15	20.62	12.64	2.40	13.68	6.54
2	9.46	21.54	14.56	2.26	13.26	5.81
2	8.48	17.54	10.80	1.86	10.78	5.36
7	9.86	21.30	14.52	2.08	14.31	6.82
4	9.62	22.00	14.52	2.28	13.54	7.18
4	8.60	21.58	14.36	3.15	14.00	7.26
4	9.86	22.44	15.84	1.90	15.02	6.64
4	7.72	23.08	15.96	2.88	13.34	6.66
5	10.72	20.38	14.66	1.94	14.48	7.72
5	10.86	22.96	15.64	1.74	16.28	8.04
5	10.16	23.46	15.14	2.54	14.56	7.38
6	7.88	20.82	13.83	2.46	12.05	5.98
6	10.52	20.40	13.94	2.35	13.20	6.56
6	7.44	21.50	13.90	2.44	13.00	6.52
6	9.70	22.79	15.90	2.60	13.62	6.58
8	13.20	26.86	16.70	1.82	17.92	6.78
8	13.20	25.20	15.78	1.88	19.66	8.42

TABLA N° II-2 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares machos
de *Phymaturus* (n = 23)

Pobl.	LMU	A15	L15	L5P
1	12.40	1.80	2.60	8.90
1	14.40	1.62	2.26	8.55
1	11.94	1.25	1.87	7.72
1	15.94	1.54	2.08	9.51
1	13.92	1.40	1.88	8.90
1	15.14	1.58	2.28	9.10
1	16.08	1.58	2.66	10.49
2	14.64	1.52	1.94	11.10
2	10.28	1.32	1.70	8.91
7	15.31	1.39	2.00	10.66
4	16.64	1.80	2.16	11.68
4	16.30	1.61	1.98	11.42
4	16.96	1.64	2.04	10.86
4	14.42	1.54	1.98	11.30
5	16.62	1.90	2.10	10.02
5	17.82	2.08	2.30	11.58
5	18.72	1.76	2.15	11.44
6	13.90	0.93	1.08	9.78
6	14.47	0.82	0.98	9.22
6	14.54	0.75	1.08	9.92
6	14.86	0.88	1.00	10.76
8	20.60	1.44	2.74	11.70
8	22.72	2.32	2.84	10.76

TABLA N° II-3

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pob	LCU	LCA	LCI	ANC	ALC	DSE
1	97.20	18.74	13.74	17.29	10.16	1.22
1	100.14	19.82	14.19	17.84	10.24	4.56
1	86.52	17.22	12.54	16.54	9.72	0.98
1	82.00	17.02	12.26	16.50	9.84	1.16
1	87.12	17.52	12.92	17.40	11.18	0.25
1	100.82	18.50	13.90	18.44	11.10	1.66
1	96.74	17.70	13.42	17.76	10.00	1.45
2	93.92	18.82	13.72	19.40	13.14	1.96
2	89.34	17.98	12.76	18.22	11.95	1.50
2	77.72	17.16	12.54	15.94	10.56	0.82
3	95.70	18.28	13.00	16.50	9.48	1.38
3	86.30	18.67	13.13	17.67	11.64	1.85
3	88.40	16.96	12.44	16.45	9.88	1.86
4	95.68	18.74	13.92	17.50	10.70	1.02
4	104.22	20.54	15.30	18.98	11.16	1.42
4	89.30	18.94	13.74	17.94	10.58	1.38
4	96.75	19.26	14.54	18.48	10.76	1.88
4	90.89	18.26	13.24	17.68	9.98	1.74
4	98.26	19.12	14.28	18.08	10.47	0.97
5	101.23	20.32	14.09	18.48	10.94	1.80
5	102.00	20.86	15.38	18.86	11.54	1.98
5	89.46	18.44	13.02	16.74	9.89	1.62
5	101.98	20.84	14.90	18.84	11.20	2.26
5	97.10	20.28	14.03	18.92	11.02	2.10
5	93.28	20.56	14.28	18.98	10.96	1.56
6	77.06	15.04	10.96	12.98	8.56	0.72
6	85.70	16.38	11.48	14.17	8.46	0.64
6	89.12	16.40	11.50	14.76	8.52	0.98
6	81.18	15.88	10.76	14.40	9.62	0.98
6	81.19	16.58	11.10	14.26	9.56	1.28
6	88.84	15.92	10.72	14.54	9.30	0.84
7	94.22	19.02	13.92	16.20	10.08	1.79
7	93.49	18.87	13.80	16.72	10.14	1.85
7	93.66	18.36	13.70	16.37	10.08	1.58
7	100.14	18.81	14.08	18.09	10.16	1.93
8	95.00	20.52	14.28	19.22	13.00	2.36
8	84.82	18.78	12.72	17.94	11.28	2.22

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	DSI	DBS	DNE	DNI	DRI	DCH
1	3.07	10.01	4.81	2.17	1.20	2.59
1	3.18	10.24	4.53	1.90	0.76	2.76
1	2.78	8.87	4.00	1.80	0.58	2.56
1	2.63	8.64	4.04	1.74	1.05	2.32
1	1.76	9.04	4.20	2.09	0.96	2.46
1	2.95	10.08	4.56	1.96	0.68	2.90
1	2.63	8.57	4.30	1.94	0.92	2.80
2	3.66	10.08	4.75	2.46	0.88	2.92
2	2.90	9.66	4.30	2.10	0.44	2.86
2	1.73	9.05	4.00	1.96	0.70	2.52
3	2.90	9.06	4.32	2.86	1.04	2.86
3	3.24	9.76	4.82	1.98	0.58	2.76
3	2.66	8.54	4.40	2.00	0.60	2.94
4	2.58	10.06	4.49	2.09	0.90	2.82
4	3.16	11.54	5.02	2.46	1.04	3.04
4	2.50	10.66	4.63	2.18	0.80	2.89
4	3.40	11.02	4.58	2.28	0.95	2.92
4	2.80	10.40	4.48	2.22	1.00	2.94
4	2.90	10.94	4.78	2.45	1.14	2.96
5	3.64	11.26	4.52	2.26	1.45	3.08
5	3.64	11.36	5.06	2.56	1.20	3.18
5	3.25	9.39	4.43	2.26	1.10	2.80
5	4.44	11.66	4.64	2.65	1.26	3.04
5	3.40	11.06	5.04	2.40	1.13	3.36
5	3.49	11.08	4.74	2.43	1.13	3.22
6	2.04	9.12	3.74	1.78	0.40	2.09
6	2.14	9.50	4.16	2.12	0.46	2.47
6	2.46	9.63	4.22	2.10	0.55	2.50
6	2.10	9.34	4.00	1.95	0.50	2.30
6	2.40	9.54	4.04	2.10	0.40	2.36
6	2.26	9.70	4.08	1.92	0.56	2.37
7	3.24	10.07	4.64	2.14	0.92	2.90
7	3.22	10.62	4.52	2.07	0.90	3.08
7	3.29	10.07	4.74	2.09	0.86	2.67
7	3.89	10.70	4.86	2.36	1.09	2.68
8	0.84	11.14	4.50	2.94	1.06	2.56
8	0.46	9.98	4.70	2.68	0.54	2.80

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	LIN	AIN	AHO	AES	AEI	LCO
1	1.74	1.38	6.88	0.67	0.84	3.86
1	1.98	1.39	7.24	0.50	0.90	3.94
1	1.84	1.21	6.18	0.62	0.88	3.55
1	1.42	1.14	6.08	0.56	0.82	3.39
1	1.80	1.26	6.38	0.60	0.96	3.78
1	1.84	1.18	6.66	0.50	0.88	3.54
1	1.65	1.24	6.24	0.70	0.76	3.88
2	1.80	1.44	6.61	0.72	0.94	4.08
2	1.18	1.38	6.20	0.48	0.84	3.66
2	1.80	1.38	5.92	0.52	0.72	3.46
3	1.52	1.20	6.24	0.46	0.82	3.78
3	1.78	1.16	6.80	0.55	0.88	3.94
3	1.88	1.24	6.04	0.54	0.75	3.40
4	1.70	1.38	6.38	0.55	0.84	3.50
4	1.95	1.48	7.46	0.50	0.74	4.14
4	1.82	1.48	6.95	0.51	0.79	4.22
4	1.62	1.58	7.48	0.64	0.82	4.10
4	1.64	1.22	7.02	0.56	0.76	3.81
4	1.86	1.67	7.42	0.52	0.80	4.28
5	1.60	1.16	7.12	0.41	0.69	4.02
5	2.08	1.25	7.60	0.46	0.84	4.10
5	1.53	1.34	6.59	0.56	0.84	3.30
5	1.58	1.32	7.80	0.54	0.58	3.60
5	1.54	1.32	6.82	0.54	0.79	4.00
5	1.38	1.14	7.00	0.50	0.90	3.98
6	0.86	0.88	5.28	0.44	0.78	2.86
6	0.78	0.73	5.60	0.60	1.00	3.36
6	1.05	0.78	5.81	0.54	0.74	3.70
6	0.94	0.73	5.42	0.60	0.88	3.22
6	0.88	0.68	5.42	0.64	1.00	3.64
6	0.92	0.70	6.12	0.66	1.02	3.54
7	1.75	1.20	7.74	0.68	1.04	3.73
7	1.50	1.17	7.46	0.64	0.64	4.02
7	1.83	1.14	7.52	0.56	0.98	3.86
7	1.54	1.23	8.04	0.64	0.80	4.24
8	2.08	1.50	7.84	0.84	1.30	7.38
8	1.60	1.23	7.86	0.74	1.14	7.24

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	DCN	ALT	ANT	LSU	DPT	ANR	ALR
1	5.02	3.40	2.48	3.46	7.76	1.26	0.94
1	4.72	3.75	2.02	3.42	7.18	2.24	1.00
1	4.36	3.32	1.96	2.90	7.04	1.56	0.80
1	4.22	3.48	2.30	3.46	6.44	1.62	1.00
1	4.28	3.38	2.36	3.50	6.92	2.44	0.88
1	4.87	3.72	2.60	2.90	8.04	2.50	0.88
1	4.46	3.52	2.16	3.27	7.02	2.22	0.84
2	5.18	3.74	2.43	3.44	8.02	2.64	1.12
2	4.66	3.82	2.58	3.37	7.32	2.40	0.98
2	4.52	2.70	2.08	3.46	6.86	2.46	0.90
3	4.60	3.33	2.45	2.46	6.50	2.52	0.90
3	4.98	3.78	2.26	2.94	7.38	2.56	1.02
3	4.38	3.00	1.90	2.68	6.36	2.80	1.04
4	4.76	4.10	2.54	2.82	7.24	2.34	1.04
4	4.98	3.66	3.08	3.04	7.48	2.10	1.08
4	4.58	3.64	2.40	3.71	7.43	2.63	1.04
4	4.82	3.86	2.68	3.30	7.42	1.92	0.94
4	4.52	3.53	2.63	4.84	7.44	2.31	0.92
4	4.88	4.02	2.38	3.34	7.78	1.94	1.02
5	5.16	4.02	2.76	3.72	8.36	2.38	0.80
5	5.60	4.15	2.88	3.88	8.52	2.48	0.98
5	5.04	3.80	2.48	3.89	6.98	2.28	0.82
5	5.80	4.22	2.72	4.28	9.10	2.54	1.06
5	5.20	4.26	2.62	3.92	9.10	2.48	0.98
5	5.30	4.39	2.84	3.97	8.94	2.46	0.86
6	4.25	3.04	2.08	4.36	6.34	3.34	0.92
6	4.28	2.90	2.48	4.24	5.82	2.82	1.14
6	4.44	3.80	2.34	4.47	6.44	2.98	1.06
6	4.12	3.24	2.72	4.68	6.48	2.60	0.90
6	4.45	3.71	2.44	4.60	6.83	2.70	0.92
6	4.32	4.30	2.24	4.82	6.98	3.05	1.12
7	4.94	3.52	2.44	3.94	7.98	2.54	0.72
7	5.28	3.76	2.48	4.28	7.90	1.50	0.98
7	4.77	3.50	2.11	4.06	7.76	3.44	0.68
7	4.76	3.59	1.96	3.90	7.32	2.96	1.00
8	2.86	4.66	2.60	5.34	8.10	3.01	0.66
8	2.60	4.28	2.18	5.40	6.40	2.86	0.86

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	ANS	ALS	L5D	A5V	DSC	APP
1	1.30	1.50	2.95	3.24	15.96	0.01
1	1.49	1.50	2.96	2.90	15.59	0.01
1	1.26	1.08	2.90	3.10	13.30	0.01
1	1.12	1.55	2.76	3.00	12.30	0.01
1	1.25	1.32	2.92	3.33	11.12	0.01
1	1.30	1.61	3.14	3.50	15.16	0.01
1	1.38	1.73	3.10	3.66	13.19	0.01
2	1.40	1.95	2.58	3.82	15.44	0.01
2	1.48	1.49	2.64	3.40	15.93	0.01
2	1.38	1.97	2.40	2.70	14.40	0.01
3	1.00	1.50	2.98	3.94	14.64	0.01
3	1.32	1.56	2.92	3.20	13.74	0.01
3	1.34	1.60	2.84	3.38	12.60	0.01
4	1.68	1.86	2.84	3.60	13.64	0.01
4	1.58	2.00	3.32	3.64	15.45	0.01
4	1.54	1.76	2.68	3.76	13.71	0.01
4	1.68	2.00	2.80	3.80	13.42	0.01
4	1.60	1.84	3.06	3.50	15.31	0.01
4	1.46	1.86	2.96	3.98	15.58	0.01
5	1.74	1.95	2.56	5.10	15.73	0.01
5	1.92	2.04	2.86	4.50	16.30	0.01
5	1.56	1.50	2.15	3.34	15.92	0.01
5	1.62	2.00	2.82	4.74	15.10	0.01
5	1.58	1.94	2.78	4.38	18.08	0.01
5	1.38	1.67	2.45	4.14	15.86	0.01
6	1.53	1.30	1.52	2.78	15.50	0.01
6	2.08	1.50	1.80	2.98	15.96	0.01
6	2.38	1.72	2.02	3.68	14.60	0.01
6	1.92	1.72	1.62	3.40	12.51	0.01
6	1.98	1.59	1.89	2.88	11.60	0.01
6	2.16	1.42	1.95	4.11	15.60	0.01
7	1.68	1.86	2.98	3.88	14.72	0.01
7	1.12	1.46	2.64	3.60	11.28	0.01
7	1.68	1.91	2.84	4.54	13.25	0.01
7	1.48	1.65	3.78	5.08	16.06	0.01
8	1.64	1.74	2.82	4.52	15.90	0.01
8	1.70	1.70	2.44	3.30	14.52	0.01

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	ACU	ATO	DIA	LAC	ACO	PAM
1	25.26	21.20	52.35	82.08	13.24	13.86
1	24.06	21.39	53.94	81.10	12.47	14.54
1	24.20	22.46	46.20	72.22	14.16	14.12
1	23.50	20.98	44.42	70.48	12.80	13.38
1	24.10	23.45	53.30	79.25	13.50	15.32
1	27.47	24.44	55.26	83.38	15.07	15.20
1	24.37	20.86	55.64	78.32	13.98	14.74
2	25.03	22.98	50.98	87.42	13.34	15.77
2	23.98	23.34	49.02	87.40	13.76	14.54
2	20.27	20.02	39.98	77.26	10.84	13.74
3	20.72	19.30	52.22	84.76	11.38	14.68
3	25.07	18.38	44.54	75.38	14.04	15.68
3	21.80	17.96	46.15	77.14	11.68	15.52
4	22.70	22.38	50.82	86.00	12.91	14.04
4	26.34	23.44	54.94	97.20	13.58	14.88
4	22.76	22.23	42.55	85.52	12.90	14.60
4	23.72	22.84	54.56	88.00	14.16	14.74
4	23.62	21.40	44.90	89.96	12.36	15.16
4	23.04	23.14	53.18	88.54	13.91	14.51
5	24.80	25.40	52.83	89.70	14.24	16.06
5	26.42	23.86	53.14	93.50	16.02	16.35
5	24.24	20.34	46.64	79.44	13.60	15.48
5	26.38	25.06	54.12	98.06	15.00	15.72
5	26.50	25.90	46.38	87.62	14.28	16.78
5	24.76	23.32	45.90	93.26	14.02	17.20
6	18.62	20.24	39.18	85.74	10.62	13.76
6	21.70	20.76	43.78	98.40	13.00	13.64
6	20.44	21.76	46.82	108.20	13.47	13.46
6	19.97	21.64	44.16	96.54	12.68	14.00
6	18.40	21.36	10.58	96.88	12.83	14.76
6	20.10	22.44	45.60	108.84	12.90	13.13
7	24.70	22.96	54.39	79.31	15.00	15.12
7	24.12	21.24	48.78	78.70	12.45	15.72
7	24.70	22.82	53.98	78.84	14.44	16.60
7	24.22	24.64	60.68	84.30	13.88	16.00
8	21.34	22.82	48.66	93.56	13.88	15.50
8	20.58	21.84	43.24	83.50	11.00	16.64

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	L4M	L1M	U4M	LAN	AAB	LBR
1	9.18	1.70	3.70	11.08	7.00	10.00
1	9.64	1.98	4.12	11.38	6.68	10.04
1	9.08	1.71	4.06	10.10	6.52	8.54
1	9.32	1.86	3.74	9.82	6.52	9.00
1	9.84	2.58	4.40	10.40	7.16	10.57
1	9.76	2.32	4.72	10.24	7.56	10.97
1	9.50	2.46	4.09	10.97	7.00	10.92
2	10.16	2.02	5.64	10.94	6.70	9.40
2	10.25	1.98	4.90	10.96	6.57	10.14
2	9.62	1.95	4.32	8.98	5.64	8.42
3	10.78	1.86	4.78	10.78	5.50	11.02
3	11.12	1.98	6.06	11.54	7.58	7.50
3	9.44	2.05	5.10	10.24	6.11	11.08
4	9.56	1.78	4.52	10.76	6.62	8.18
4	10.58	2.09	4.58	11.52	6.71	9.24
4	10.58	1.84	4.36	10.58	6.15	8.40
4	11.32	2.00	4.44	10.46	5.98	8.80
4	10.26	1.88	4.58	10.46	6.64	8.78
4	10.48	1.98	4.58	10.66	6.72	8.96
5	11.97	1.70	5.22	11.30	6.46	10.35
5	10.94	1.66	4.34	11.24	7.34	10.28
5	10.70	1.74	4.32	11.22	5.80	9.12
5	9.42	1.66	4.70	11.86	6.56	11.26
5	11.18	2.54	5.40	11.13	7.10	8.89
5	11.10	1.73	5.82	11.46	6.50	9.64
6	10.38	1.46	4.32	9.72	5.08	9.38
6	8.97	1.70	4.18	10.06	6.22	9.48
6	9.18	1.83	5.08	10.52	6.14	8.74
6	10.08	2.46	4.54	10.14	5.97	8.97
6	9.32	1.50	3.83	10.69	6.43	10.66
6	8.72	1.94	4.12	9.94	5.96	8.02
7	10.26	1.82	4.40	10.70	6.66	9.93
7	11.52	2.02	4.32	10.46	6.00	9.70
7	9.82	1.65	4.42	11.03	6.81	10.99
7	10.80	1.80	4.96	10.90	6.13	11.62
8	12.18	2.02	6.32	13.56	6.94	9.00
8	10.34	2.00	5.04	12.22	6.68	8.36

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	PAP	L4P	U4P	LTI	ATI
1	19.30	12.30	1.78	13.04	6.74
1	19.10	12.15	2.58	12.32	5.70
1	18.28	10.94	1.74	13.53	6.83
1	17.10	10.26	1.66	11.92	6.62
1	19.08	12.50	2.58	12.14	6.48
1	19.78	12.50	2.07	14.09	6.74
1	18.73	11.80	2.30	12.02	6.72
2	20.66	13.82	2.14	13.42	7.00
2	19.13	13.42	2.04	12.12	5.84
2	18.10	11.38	2.12	10.82	5.21
3	19.58	12.54	2.18	12.65	5.80
3	19.00	12.58	1.94	12.03	6.20
3	18.96	12.28	2.16	11.64	5.89
4	20.24	13.96	2.34	11.50	5.92
4	21.04	14.32	2.57	12.64	6.84
4	20.58	13.54	2.15	12.76	6.01
4	19.34	13.50	1.96	13.12	5.48
4	20.15	13.96	2.16	18.22	6.06
4	19.36	12.96	2.44	12.42	6.74
5	20.87	13.94	1.88	13.78	6.86
5	20.16	13.62	1.72	13.04	7.36
5	20.40	13.96	1.88	12.86	5.62
5	19.58	13.00	1.52	14.04	6.70
5	20.64	14.74	2.30	12.58	7.36
5	20.30	13.91	1.82	12.06	7.04
6	21.44	14.58	2.10	11.88	5.68
6	20.30	13.82	2.20	12.38	6.56
6	20.72	14.26	2.38	11.80	6.96
6	18.70	13.13	2.44	11.12	6.94
6	20.87	13.78	2.13	11.52	6.94
6	19.32	13.52	2.18	12.07	6.14
7	20.06	13.84	0.06	12.30	6.50
7	20.51	13.46	2.08	14.73	6.38
7	20.56	14.23	2.13	12.68	6.63
7	18.36	13.80	2.09	13.56	6.54
8	22.10	14.96	2.38	18.24	6.58
8	21.54	14.36	2.26	15.04	5.36

TABLA N° II-3 (Continuación)

Datos de Caracteres Morfométricos de los ejemplares hembras
de *Phymaturus* (n = 37)

Pobl.	LMU	A15	L15	L5P
1	14.06	1.66	2.70	8.50
1	13.20	1.24	2.34	9.09
1	11.60	1.42	1.68	8.68
1	12.72	1.34	1.82	7.74
1	13.94	1.72	1.82	9.44
1	15.10	1.74	2.14	9.07
1	14.22	1.48	2.00	9.32
2	14.34	1.58	2.44	10.32
2	14.09	1.50	1.95	10.20
2	11.32	1.32	1.64	8.52
3	15.58	1.40	1.88	9.60
3	15.00	1.72	2.18	9.76
3	15.16	1.38	1.58	10.40
4	14.90	1.88	2.03	9.56
4	14.96	1.63	1.96	10.75
4	15.46	1.64	2.12	9.82
4	13.74	1.37	1.86	10.61
4	13.92	1.49	2.16	10.20
4	13.56	1.34	2.00	9.06
5	16.22	1.74	2.04	9.80
5	16.25	1.74	2.30	9.96
5	14.84	1.50	1.80	10.06
5	15.28	1.75	1.92	9.80
5	15.72	1.44	2.16	10.16
5	14.46	1.84	1.90	9.40
6	12.87	0.66	0.74	9.86
6	13.54	0.62	1.00	8.14
6	13.28	0.90	1.34	9.06
6	12.94	0.93	1.08	9.48
6	13.57	0.82	1.08	9.30
6	13.88	0.90	1.44	9.14
7	15.16	1.58	1.58	10.25
7	14.30	1.34	1.34	10.84
7	13.84	1.67	1.67	10.23
7	15.77	1.54	1.54	10.50
8	20.36	1.52	2.30	9.80
8	18.28	1.60	2.00	9.64